ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 93

7

ИЮЛЬ

280 лет
Академическое книгоиздательство России

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2008

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский,
Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова,
И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky,
Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, M. G. Pimenov, I. N. Safronova,
I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *А. К. Рудзик, М. Н. Сенина* и *Е. В. Шестакова*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 93, № 6: 30.06.2008.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 26.06.2008. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 16.3. Уч.-изд. л. 19.1. Тираж 375 экз. Тип. зак. № 359. С 123

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2008 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2008 г.

УДК 581

© Н. Н. Цвелёв

ЭВОЛЮЦИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ ФИТОНОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ И ЦВЕТОК С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ КОНЦЕПЦИИ ФИТОНИЗМА

N. N. TZVELEV. EVOLUTION OF THE REPRODUCTIVE PHYTONS OF THE HIGHER PLANTS, AND THE FLOWER IN THE CONTEXT OF THE PHYTONISM CONCEPT

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 21.06.2007

Рассматривается эволюция репродуктивных фитонов (фитомеров) высших растений от спорофиллов папоротников до тычинок и плодолистиков цветков у покрытосеменных растений. Дается определение цветка с точки зрения концепции фитона. Репродуктивные фитоны — тычинки и плодолистики — принимаются за «элементарные цветки». Обсуждается теория гонофилла R. Melville.

Ключевые слова: высшие растения, эволюция, фитон, фитонизм, цветок, репродуктивные органы, тычинки, плодолистики, околоцветник, теория гонофилла.

В наших работах, посвященных концепции фитона или фитомера (Цвелёв, 1993, 1997, 2000, 2005), речь шла главным образом о вегетативных фитонах, включающих листья с ниже расположенными междоузлиями, о состоящих из них вегетативных побегах, а также о тесно связанных с фитонами профиллах. Теперь мы более подробно остановимся на эволюции репродуктивных фитонов, которая привела к формированию таких высоко специализированных репродуктивных побегов, как стробилы голосемянных и цветки покрытосемянных растений. Согласно концепции фитонизма, берущей начало от C. Gaudichaud (1841) и развитой другими учеными, первичная зеленая наземная особь, соответствующая одному фитону, фотосинтезирующая и формирующая репродуктивные органы, в ходе эволюции дифференцировалась функционально на вегетативные и репродуктивные фитоны, которые получили возможность независимой полимеризации, что было большим достижением, своего рода ароморфозом для высших растений. Полимеризация фотосинтезирующих вегетативных фитонов была особенно выгодна для растения, так как она позволяла накопить больше необходимых веществ для развития репродуктивных структур. В результате высшие растения смогли в оптимальных экологических условиях эволюционировать в очень выгодном для них направлении грандизации — формировании пахикаульных, а затем и лептокаульных деревьев, а также высоких кустарников, составленных многочисленными фитонами.

Подобный «колониогенез» наряду с симбиогенезом (объединением разнородных организмов), вероятно, вообще были широко распространенными направлениями эволюции жизни начиная с ее ранних этапов. Формирование колониальных особей, очень сходных с побегами высших растений, встречается даже среди животных, например у мшанок, где отдельные особи, образовавшие колонию, также теряют свою индивидуальность. Огромное количество вегетативных фитонов, слагающих побеги дерева, обеспечивает ему возможность формирования большого количества репродуктивных фитонов с органами размножения. Разумеется, граница между фитонами, слагающими побеги, в ходе эволюции стерлась, их стеблевые части — междоузлия — во многих случаях (например, у листопадных деревьев) значительно обособились от их свободных частей — листьев.

Несмотря на существование значительных различий между неподвижными растениями и подвижными животными, можно отметить некоторое сходство такой колониальной по происхождению сложной особи, как дерево, с колонией общественных насекомых, например муравьев. Если в муравейнике основная масса особей занята организацией питания и защиты всей колонии, то многочисленные вегетативные фитоны дерева также заняты питанием и поддержкой всей колонии, а репродуктивные фитоны у цветковых растений (тычинки и плодолистики) выполняют функцию размножения подобно половым особям муравьев.

Лептокаульные деревья, как и разветвленные травы, можно, конечно, принимать и за «колонию» побегов, но это колониальность второго порядка, значительно более молодая. Побеги в этом случае значительно больше сохраняют свою индивидуальность, чем фитоны, из которых они слагаются. Появление у высших растений ветвления связано с переходом части апикальной меристемы в пазушную или с ее новообразованием. Стоит отметить, что с точки зрения концепции фитонизма апикальная меристема не является действительно верхушечной, так как истинными верхушками растущего побега теоретически являются верхушки листовых частей фитомеров, имеющие, однако, ограниченный рост.

Хотя далекими предками некоторых групп современных голосемянных растений могли быть и древние плауновидные (*Lycopodiophyta*), мы принимаем широко распространенную точку зрения о том, что предками покрытосемянных и большинства голосемянных растений были какие-то вымершие группы мелких папоротникообразных (*Pteridophyta*), причем однолетние виды рода *Ceratopteris* могут служить своего рода моделью первичного фитона. Мы не согласны с выводом М. А. Романовой и Г. М. Борисовской (2004) о наличии принципиальных анатомических отличий папоротников от семенных растений, что делает сомнительной возможность происхождения последних от каких-либо групп папоротникообразных. Так, одним из наиболее существенных различий папоротникообразных от семенных растений эти авторы считают наличие в апикальной меристеме папоротников только одной инициальной клетки (2004 : 709). На наш взгляд, это лишь более примитивное состояние апикальной меристемы, и переход от него к апикальной меристеме семенных растений не только вполне возможен, но даже в какой-то степени закономерен. Т. И. Серебрякова (1971 : 48) также пишет, что «эволюция, по-видимому, шла от одной инициальной клетки, ответственной за построение всего побега (некоторые папоротникообразные), к их небольшой группе (у *Selaginella*), а затем к массивному конусу нарастания (часть папоротникообразных, голосемянные и покрытосемянные)». Деления клеток меристемы в ходе эволюции изменялись от только периклинальных к преимущественно антиклинальным.

Другой принципиальной особенностью апикальной меристемы папоротников Романова, Борисовская (2004 : 710) считают формирование ею не только листа, но и корня. На наш взгляд, это тоже примитивный признак, свидетельствующий о большей обособленности фитонов папоротников, которым был необходим скорейший контакт с почвой. Очень короткая стеблевая часть фитонов папоротников, которая у многих семенных растений значительно удлиняется, несомненно, примитивна. В ходе дальнейшей эволюции «стеблеродный» корень папоротников потерял свое значение и стал редуцироваться, хотя у сильно укороченных стеблевых частей базальных фитонов побегов злаков имеются очень похожие на него придаточные корни, но какой-либо корень, полярный по отношению к побегу, отсутствует. Немного возвышающаяся над основанием зачатка вайи стеблевая часть фитона у папоротников вряд ли дает основание говорить о «расположенном над листом междоузлии» (2004 : 705). Обычно отсутствие у папоротников пазушных почек, которые дают начало вторичным боковым побегам, — тоже один из примитивных признаков по сравнению с большинством семенных растений.

Таким образом, побеги папоротников, как и составляющие их фитоны, явно более примитивны по сравнению с побегами и фитонами семенных растений, что хорошо показали авторы цитированной выше статьи. Не случайно А. П. Хохряков (1975, 1982) предлагал применять к ним понятие «предпобег». Однако это обстоятельство, на наш взгляд, не препятствует тому, чтобы видеть в таком «предпобеге» этап эволюционного становления побега семенного растения, с чем, по-видимому, не согласны авторы статьи. Естественно, что в настоящее время проследить переход от более примитивного побега папоротников к более сложному побегу семенного растения невозможно. Да и изучавшиеся авторами высоко специализированные виды папоротников не имеют сколько-нибудь прямого отношения к предкам семенных растений.

Вопрос о происхождении папоротникообразных — одних из древнейших наземных растений — связан с вопросом о внешнем облике первых наземных растений. Он обсуждался многими авторами, в том числе И. А. Корчагиной (2001) в ее сводке по систематике высших споровых растений в связи с данными палеоботаники. Можно предполагать, что предки папоротникообразных были больше похожи на растения полового поколения в жизненном цикле — гаметофит, или заросток, чем на бесполое поколение — спорофит. Заростки современных папоротников очень различны по форме (Арнаутова, 2006) и могут быть от нитчатых до пластинчатых, напоминающих по облику в значительной степени некоторых из современных печеночников. Вполне возможно, что нитчатые заростки предшествовали пластинчатым, как считал А. П. Хохряков (1975), но, на наш взгляд, более вероятно, что наземные предки папоротников были пластинчатыми. Вопрос о возможности существования в это время хорошо обособленной фазы спорофита остается открытым, хотя предки папоротников вполне могли унаследовать от водорослей способность образовывать споры на гаплоидном гаметофите. В ходе дальнейшей эволюции первичные гаметофиты, или заростки, отчасти стали микотрофными и потеряли способность к фотосинтезу, но возможность полимеризации их как одиночных фитонов у значительного большинства папоротников так и не появилась, что было связано с необходимостью наличия воды для осуществления полового процесса. Очень редко у гаметофитов некоторых видов проявляется способность к вегетативному размножению за счет почкования и даже к формированию небольших колоний, но их новые молодые особи остаются на поверхности земли. Лишь появление в качестве особой фазы развития фактически самостоятельных особей фитонов — спорофитов, более приспособленных к наземному образу жизни, открыло новые возможности эволюции в результате их полимеризации с образованием примитивных прямостоячих побегов.

У многих папоротников первые фитоны таких побегов стерильны и лишь следующие за ними фитоны несут спорангии, одиночные или собранные в сорусы, сохраняя при этом способность к фотосинтезу. Следующим этапом их эволюции была функциональная дифференциация вай — свободных листоподобных частей фитонов: после некоторого количества вегетативных фитонов с фотосинтезирующими вайями начинают формироваться отличающиеся от них по облику репродуктивные фитоны, сначала сохранявшие способность к фотосинтезу, а затем постепенно ее теряющие. Таким образом, на верхушке примитивных побегов («предпобегов», по Хохрякову) появляются один или несколько фитонов — спорофиллов, несущих спорангии. Розетки таких спорофиллов на верхушке побегов широко известного папоротника — страусника (*Matteuccia struthiopteris*) — уже можно принять за некий «прообраз» будущего цветка. Единство происхождения вегетативных и репродуктивных фитонов (все они происходят от первичных фитонов как фотосинтезирующих, так и формирующих репродуктивные органы) подтверждается способностью вегетативных фитонов переходить в репродуктивные фитоны в ходе онтогенеза одного и того же побега.

Другой способ функционального разделения первично единого фитона на вегетативную часть — трофофор и репродуктивную часть — спорофор можно видеть у оригинальнейшей группы папоротникообразных — класса ужовниковых (*Ophioglossopsida*). Растения этого класса отличаются присутствием как примитивных, так и очень прогрессивных признаков и, по-видимому, имеют независимое от других папоротникообразных происхождение. Почти у всех их представителей спорофор, очень сходный с репродуктивным фитоном, остается связанным с трофофором, который не полимеризируется. Ужовниковые представляют особый интерес с филогенетической точки зрения, так как имеются некоторые основания видеть в них высокоспециализированный остаток папоротникообразных предков семенных растений (Kato, 1988 и др.). Обращает на себя внимание тот факт, что ужовниковые могут служить хорошей моделью для известной теории гонофилла (Melville, 1962, 1963), дающей одно из возможных объяснений происхождения цветка покрытосемянных растений. С этой теорией также хорошо согласуются как строение цветков некоторых однодольных (*Ruppia*, *Potamogeton*, *Triglochin* и др.), если принять их лепестки за структуру, соответствующую трофофору («гонофиллу» Melville), а тычинки — спорофору («стегофиллу» Melville), так и строение плодов со свободной центральной плацентацией, где стерильный плодолистик также соответствует трофофору (гонофиллу, по Melville), несущему «спорофор» в виде свободной плаценты с одной или несколькими семязачатками.

Большим достижением в ходе эволюции первичных папоротникообразных, своего рода ароморфозом, было появление у них разноспоровости, которая была важнейшей предпосылкой для появления более высокоорганизованных высших растений — голосемянных и покрытосемянных. О когда-то большом разнообразии разноспоровых папоротникообразных можно судить по сохранившимся до настоящего времени небольшим классам водных папоротников — марсилиевым (*Marsileopsida*) и сальвиниевым (*Salviniopsida*), которые служат хорошим примером того, что от прошлых эволюционных ступеней или уровней жизни сохраняются лишь их наиболее высокоспециализированные представители (Цвелёв, 2005). Не менее высокоспециализированным был и отмерший в карбоне древовидный *Archaeopteris*, показывающий некоторое родство с вышеупомянутым современным классом ужовниковых, но ставший разноспоровым растением. Мужские микроспоры и женские мегаспоры стали развиваться на разных органах — микро- и мегаспорофиллах. Небольшие размеры микроспор привели к значительному уменьшению и редукции мужских гаметофитов — заростков, которые стали развиваться из микроспор как на материнском растении, так и после отделения от него. Очень легкие микроспоры получили возможность распространяться с помощью ветра, а затем и с помощью животных, особенно насекомых. Таким образом, микроспоры стали пыльцевыми зернами, а микроспорофиллы — тычинками.

Об осевой или листовой природе тычинок велись длительные споры. Если принимать концепцию фитонизма, то дискуссия по этому вопросу теряет свое значение. Ведь каждый фитон — это, прежде всего, ось ограниченного роста, имеющая свою верхушку. У фотосинтезирующих вегетативных фитонов свободная часть этой оси естественно становится более или менее уплощенной, формируя вайю или лист. Для репродуктивных фитонов (тычинок) нет особой необходимости в уплощении, и они обычно сохраняют свою осевую природу и могут ветвиться, хотя в отдельных группах их ось как результат некоторой специализации может и уплощаться. Причину такой специализации можно выяснить при изучении биологии соответствующих цветков.

Развитие женских гаметофитов — заростков из более крупных по размерам мегаспор в мегаспорангиях на мегаспорофиллах стало осуществляться на материнском растении, в результате чего женский гаметофит также потерял свою индивидуальность и стал органом спорофита. Вегетативные фитоны получили дополнительную возможность полимеризации, тогда как потерявшие самостоятельность репродуктивные фитомеры — заростки — утратили потребность в воде для осуществления полового процесса, и им стало даже выгодно подняться более высоко над поверхностью земли. Лишь у некоторых покрытосемянных, вторично перешедших к водному обитанию, перенос уже не отдельных гамет, а пыльцевых зерен с рудиментарным мужским гаметофитом стал осуществляться на поверхности воды или под водой. Очень оригинальная способность переноса пыльцы имеет место у раздельнополого водного растения валлиснерии (*Vallisneria spiralis*), у которой свободно плавающие, хотя и кратковременно существующие тычиночные цветки, состоящие из нескольких фитонов, опыляют достигающие поверхности воды пестичные цветки.

Таким образом, появление разноспоровости и ее дальнейшая эволюция привели к тому, что репродуктивные фитоны — гаметофиты у семенных растений прекратили свое существование в качестве самостоятельных особей, став частями или органами все более совершенствовавшихся «сложных» особей спорофитов. Это естественно было очень выгодно в условиях ухудшавшихся в отношении влажности климатических условий и позволило семенным растениям так широко расселиться и занять господствующее положение в фитоценозах суши. Перенос пыльцы ветром (анемофилия) на начальных этапах формирования семенных растений мог быть не только основным, но и единственным способом. Однако не исключенным является и раннее появление энтомофилии — переноса пыльцы с помощью насекомых, поедавших часть пыльцы и сладкие выделения пестичных цветков (Первухина, 1970). Если при анемофилии были выгодны не только раздельнополые, но и особенно двудомные цветки, то при переходе к энтомофилии более выгодными стали обоеполые цветки, позволявшие насекомым одновременно как опылять цветок, так и переносить его пыльцу на другие цветки.

Несмотря на существенные эволюционные преобразования репродуктивных фитонов, у семенных растений микро- и мегаспорофиллы остались вполне гомологичными репродуктивным фитонам — спорофиллам папоротникообразных. При этом видоизменения спорофиллов могут быть очень значительными и разнообразными. Так, у вымерших голосемянных — беннетитовых (*Bennetitopsida*) мегаспорофиллы редуцированы до коротких ножек, несущих один семязачаток. У некоторых покрытосемянных растений (например, в семействах *Poaceae* и *Myricaceae*) имеется так называемая свободная центральная плацентация, когда единственный семязачаток располагается на верхушке оси цветка, т. е. в пазухе окутывающего его плодолистика — репродуктивного фитона. Мы более склонны, следуя А. Л. Тахтаджяну (1964), считать такую плацентацию эволюционно наиболее продвинутой и происходящей от первично краевой или диффузной плацентации на плодолистиках, являющихся женскими репродуктивными фитонами. Однако имеются авторы, считающие гинецей цветков в случаях свободной центральной плацентации «бесплодолистиковым» и соответствующим в этом отношении уже упомянутой выше теории «гонофилла» (Melville, 1962, 1963). С точки зрения фитонизма, репродуктивный фитон — плодолистик — может стерилизоваться или сильно редуцироваться, но независимое происхождение семязачатка и плодолистика невозможно.

Голосемянные (*Pinophyta*) и покрытосемянные (*Magnoliophyta*), по-видимому, формировались независимо из каких-то неизвестных нам групп мелких травянистых папоротникообразных, хотя для нескольких групп голосемянных (*Taxodiaceae*, *Araucariaceae*, *Taxaceae*, *Cupressaceae*) мы допускаем возможность происхождения их от каких-то вымерших плаунообразных (*Lycopodiophyta*) и последующего конвергентного сближения с другими голосемянными (Цвелёв, 1993). Для покрытосемянных вполне вероятно, как это обычно считают, что они очень короткое время проходили эволюционный уровень голосемянности, но с появлением двойного оплодотворения и эндосперма их эволюция пошла своим путем. Современные голосемянные растения, даже наиболее близкие к покрытосемянным, саговники (*Cycadopsida*) и гнетовые (*Gnetopsida*), конечно, не имеют никакого отношения к предкам покрытосемянных растений. В. А. Красилов (1989) в очень информативной сводке о происхождении и ранней эволюции покрытосемянных растений очень подробно обсуждает известные по ископаемым остаткам группы вымерших растений, которые могли иметь отношение к происхождению покрытосемянных растений, но этих данных не хватает для более определенных выводов.

Понятие цветка зависит от установленных нами же границ использования этого понятия. В наиболее широком понимании за элементарные цветки можно принимать микро- и макроспорофиллы, т. е. из цветков автоматически исключаются лишь спорофиллы равноспоровых папоротников. Даже у наиболее высокоорганизованных растений — покрытосемянных — нередки цветки, составленные только одним микро- или мегаспорофиллом, тычинкой или плодолистиком без каких-либо дополнительных элементов. При такой интерпретации в понятие «цветок» попадают и спорофиллы разноспоровых полушников (*Isoëtes*) или марсилий (*Marsilea*). Можно отметить, что раздельнополые спорофиллы полушников хорошо соответствуют положениям теории «гонофилла» Melville.

Если считать необходимыми признаками цветков отсутствие свободноживущих гаметофитов и формирование семязачатков, а затем и семян на мегаспорофиллах, то понятие «цветок» будет ограничено только семенными растениями. Обычно же считают, что настоящие цветки имеются лишь у покрытосемянных растений, которые часто называют цветковыми. В таком, наиболее узком, понимании цветка его важнейшей характеристикой становится покрытосемянность, формирование плодов, составленных одним или несколькими (часто многими) плодолистиками — репродуктивными фитонами, окружающими семязачатки и защищающими их от внешних воздействий. Однако входящие в состав цветков тычинки при всем их многообразии ничем существенным не отличаются от микроспорофиллов голосемянных. Мегаспорофиллы голосемянных, в сущности, также довольно сходны с плодолистиками покрытосемянных, но в отличие от них защищают семязачатки, тесно прилегая друг к другу. У хвойных (*Pinopsida*), если считать семенную чешую шишек за рудимент пазушного побега, от этого мало что меняется. Ведь семенная чешуя с мегаспорангиями — семязачатками — все равно остается мегаспорофиллом, гомологичным плодолистику. С точки зрения фитонизма, всякие плодолистики, как и тычинки, являются репродуктивными фитонами и имеют осевую природу, хотя они часто более или менее уплощаются в связи с формированием плодов, а иногда и границы между сросшимися плодолистиками становятся неясными. Нередко плодолистики сохраняют способность к фотосинтезу подобно первичным фитонам со спорангиями.

Существуют различные, но обычно близкие друг к другу определения цветка. Так, наиболее краткое определение цветка имеется в работе А. Л. Тахтаджяна (1980): «цветок — это укороченный и ограниченный в росте побег, несущий спорофиллы (микроспорофиллы или тычинки и мегаспорофиллы или плодолистики)». Таким цветком можно считать и укороченные побеги из микро- и мегаспорофиллов у голосемянных («стробилы»), если их микроспорофиллы принять за тычинки (против чего трудно возразить), а мегаспорофиллы — за открытые плодолистики (ведь и у покрытосемянных известны не полностью сомкнутые краями плодолистики). Что касается происхождения цветка, то Тахтаджян (1980) считает, что его основные части — тычинки и плодолистики — «произошли из спороносных органов предков цветковых растений и никогда, ни на одной стадии эволюции, не были вегетативными органами», с чем нельзя не согласиться. К приведенному определению цветка трудно подогнать «элементарные» цветки, состоящие из одной тычинки или одного плодолистика.

Несколько усложнено определение цветка у В. А. Красилова (1989): «цветок — собрание латеральных и апикальных пыльцевых и(или) семенных органов на оси ограниченного роста, не разделенных морфологически обособленными катафиллами, с проксимальной зоной катафиллов или без нее». Данное на этой же странице определение стробила отличается от определения цветка лишь «осью неограниченного роста», с чем трудно согласиться, так как рост оси стробилов у многих голосемянных растений не менее ограничен, чем у цветков многих покрытосемянных (например, у *Myosurus* из сем. *Ranunculaceae*). Поэтому собрания пыльцевых и семенных органов голосемянных фактически также могут быть приняты за цветки. За «катафиллы» Красилов, видимо, принимает не только имеющие листовое происхождение чашелистики, но и обычно происходящие из стерилизованных тычинок лепестки, хотя за катафиллы обычно принимаются видоизмененные для защиты от внешних воздействий листовые части вегетативных фитонов. В определение цветка у Красилова входят понятия «пыльцевые и семенные органы», что не позволяет считать цветком различные скопления спорофиллов и одиночные спорофиллы у высших споровых, но не исключает присутствие цветков у голосемянных растений. Красилов подчеркивает трудности при разграничении цветков и соцветий у некоторых покрытосемянных и упоминает о «внутреннем околоцветнике» тычиночного происхождения у *Eupomatia* и о «внутренних стаминодиях» у *Austrobaileya* и *Degeneria*, что также не укладывается в его определение цветка. Кроме того, он допускает, что некоторые цветки покрытосемянных могут быть гомологичными соцветиям, т. е. «представляют собой псевдантии» (Красилов, 1989).

Нам представляется рациональным ввести понятие «элементарный цветок» из одного репродуктивного фитомера для одиночной тычинки и одиночного плодолистика. Ведь мы часто не уверены в том, что цветки из одиночных тычинок или плодолистиков без околоцветника произошли в ходе эволюции от цветков из многих элементарных цветков. Элементарные цветки, слагающие обычные «сложные» цветки, могут различным образом срастаться друг с другом или редуцироваться, как и окружающие их листочки околоцветника — стерилизованные репродуктивные фитоны — лепестки и видоизмененные вегетативные фитоны — чашелистики и прицветники. Правда, такое «срастание» часто является результатом разрастания сомкнутых оснований свободных частей этих фитонов, а не «истинного» срастания. По отношению к элементарным цветкам такие «сложные» цветки можно считать «элементарными» соцветиями первого порядка. Эти «соцветия» обычно формируют настоящие соцветия — соцветия «второго порядка», например корзинки и колоски, которые, в свою очередь, часто формируют соцветия «третьего порядка». Наконец, шаровидные соцветия *Echinops*, состоящие из многочисленных одноцветковых корзинок, могут быть собранными в соцветия «четвертого порядка». Все это вполне соответствует положению о том, что каждый последующий уровень эволюции биоморф является результатом агрегации и последующей интеграции структур предыдущего уровня (Змитрович, 2006). Так, теломы объединяются в синтеломы, составленные синтеломами фитоны объединяются и интегрируются в побеги, а из побегов слагаются разветвленные особи многих высших растений.

Обычно сильно укороченная ось «сложного» цветка, по-видимому, может быть сформирована или за счет стеблевых частей составляющих цветок репродуктивных фитонов, как у вегетативных побегов, или за счет разрастания верхушки цветоножки, т. е. стеблевых частей вегетативных фитонов. Поскольку каждый следующий фитон всякого побега формируется как боковая структура — симподиально, то же самое происходит и в репродуктивном побеге — «сложном» цветке, в котором фитоны могут располагаться спирально, супротивно или мутовчато. Таким образом, все фитоны обоеполого или однополого цветка являются по происхождению боковыми и теоретически могут дать начало следующим за ним фертильным или стерильным репродуктивным фитонам. Отсюда, в частности, появляется возможность получения «махровых» цветков в практике цветоводства. В обоеполом цветке его верхнюю часть естественно занимают плодолистики, так как они нуждаются в лучшем снабжении питательными веществами и не являются такими эфемерными структурами, как тычинки. Как уже упоминалось выше, случаи, когда верхушка цветка занята одним плодолистиком со свободной центральной плацентацией или несколькими плодолистиками со свободной колонкой, несущей семязачатки (лизикарпный гинецей), мы склонны считать вторичными и происходящими от других типов гинецея, как это убедительно показал А. Л. Тахтаджян в ряде работ (например, 1964). Прежде нам казалось, что ось цветка может заканчиваться плацентой с одним семязачатком, но с точки зрения фитонизма, это кажется маловероятным, и плодолистик занимает верхушечное положение лишь в результате прекращения дальнейшего роста оси цветка. Спиральное расположение фитонов в цветке кажется более примитивным по сравнению с супротивным или мутовчатым, являющимся результатом полимеризации их в одном и том же ярусе, что совпадает с широко распространенной точкой зрения.

«Элементарные» цветки редко бывают одиночными и обычно формируют обоеполые или однополые «сложные» цветки, нередко составленные многочисленными фитонами. Наружные тычинки часто видоизменяются, превращаясь в лепестки венчика, вначале служащего защитой для внутренних органов «сложного» цветка, а затем для привлечения насекомых — опылителей. Чашечка формируется из видоизмененных верхушечных вегетативных фитонов побега, нередко способных фотосинтезировать, и служит дополнительной, а часто и основной защитой развивающегося цветка от внешних воздействий. У растений с простым околоцветником, например у большинства однодольных, он может формироваться как из видоизмененных вегетативных фитонов, так и из стерилизованных тычинок — репродуктивных фитонов. Простой околоцветник из вегетативных фитонов представляется нам наиболее примитивным, если, конечно, он не является результатом редукции венчика (как например у *Lepidium ruderale*). За очень примитивный околоцветник можно принять околоцветник *Juncus*, составленный 6 довольно жесткими, часто зеленоватыми листочками, несомненно происходящими из вегетативных фитонов. У основания цветков ситниковых (*Juncaceae*) нередко имеются очень похожие на листочки околоцветника, но очередно расположенные прицветники, что может служить подтверждением такого происхождения листочков околоцветника. Стоит еще раз напомнить, что стерилизованные репродуктивные фитоны и входящие в околоцветник видоизмененные вегетативные фитоны имеют общую природу и, в сущности, мало отличаются друг от друга, хотя более высокоспециализированные стерилизованные репродуктивные фитоны, как бы вторично ставшие вегетативными фитонами, вряд ли могут приобрести листоподобный облик, свойственный их далеким предкам. Некоторые структуры двойного околоцветника могут иметь профилловое происхождение, являясь выростами фитонов: чашелистиков или лепестков. Такое происхождение, вероятно, имеют, например, листочки подчашия у чашечек *Potentilla*, часто сдвинутые на их наружную (абаксиальную) сторону и являющиеся дополнительной защитой репродуктивных фитонов цветка от внешних воздействий. Структуры профилловой природы на лепестках, например привенчик у *Silene* или чешуйковидные выросты у основания отгиба венчика у многих *Boraginaceae* и у *Gentianella*, являются приспособлением к перекрестному опылению.

Примером высокоспециализированного простого околоцветника может служить околоцветник орхидных, явно происходящий из видоизмененных тычинок. Конечно, из этого никак не следует, что орхидные являются эволюционно более «молодой» группой по сравнению с ситниковыми, так как темпы эволюции разных филумов могут различаться очень сильно. Вопрос о природе простого околоцветника у лилейных и близких к ним семейств требует дополнительных исследований, хотя более вероятно его происхождение из стерилизованных тычинок. Прежде можно было предполагать его происхождение и из видоизмененных вегетативных фитонов — прицветников через относительно примитивный околоцветник типа *Tofieldia*, но, по последним данным, этот род оказался близким не к лилейным, а к сем. *Acoraceae*. Роды *Tofieldia*, *Japonolirion*, *Petrosavia* и *Narthecium*, прежде относившиеся к семейству лилейных, теперь на основании молекулярно-генетических данных оказались принадлежащими каждый к своему собственному семейству, что было подтверждено и основательными морфологическими исследованиями (Remizova et al., 2006).

Цветки водных однодольных, нередко составленные лишь одним элементарным цветком, особенно своеобразны и заслуживают специальных исследований, которые также могут существенно изменить их систематическое положение. Так, сем. *Najadaceae*, прежде сближавшееся с *Potamogetonaceae* и *Zannichelliaceae*, оказалось очень близким к *Hydrocharitaceae*. Было предпринято тщательное исследование морфологии цветков водных семейств *Zannichelliaceae*, *Ruppiaceae*, *Potamogetonaceae* и *Zosteraceae* (Мавродиев, Соколов, 1998), хотя окончательный вывод о некоторых вопросах строения их цветков все же не был сделан. Цветки *Ruppia* с околоцветником из 2 супротивных листочков как бы проходят 2 фазы развития: сначала тычиночную, затем пестичную. В тычиночной фазе цветок имеет 2 супротивных пыльника, а расположенный между ними гинецей еще очень слабо развит. После вскрытия и освобождения от пыльцы пыльники опадают, а плодолистики развиваются на быстро удлиняющихся основаниях. В результате плодики оказываются расположенными на длинных и тонких ножках, так что трудно поверить в то, что они являются лишь частями одного цветка. И действительно, очень часто цветок *Ruppia* принимается морфологами за соцветие, состоящее из 2 или 4 цветков, а его листочки околоцветника — за выросты связников тычинок, поскольку и эти листочки, и тычинки развиваются из одного зачатка. Мы считаем, что «сложный» цветок *Ruppia* является результатом более высокой специализации «сложного» цветка *Potamogeton* или *Triglochin*, который тоже следует в таком случае принимать за соцветие. Но почему тогда и цветки многих других покрытосемянных не считать своего рода соцветиями, составленными элементарными цветками? В этом случае не возникает вопросов, что считать цветком у *Zannichellia*: одиночные тычинки и пестики, расположенные в пазухах листьев, или там же расположенные их группы. У *Butomaceae*, *Alismataceae* и *Hydrocharitaceae* имеется двойной трехчленный околоцветник, как у некоторых двудольных, и здесь вряд ли можно сомневаться в том, что лепестки произошли из стерилизованных тычинок, а чашелистики из видоизмененных вегетативных фитонов — прицветников.

Строение цветков у двудольных не менее разнообразно, чем у однодольных. Имеется немало случаев, когда соцветия очень похожи на цветки или цветки похожи на соцветия. Так, мелкие цветки многих видов *Chloranthaceae*, состоящие из одной тычинки или одного плодолистика («элементарные» цветки, с нашей точки зрения), собраны в скоплении, очень похожие на один большой цветок, за которые их иногда и принимали. Соцветия молочаев (*Euphorbia*) — циатии с многими (но иногда только с 5) тычинками, окружающими пестик, еще более похожи на обычный «сложный» цветок, составленный «элементарными» цветками, за который они, не без оснований, принимались (Лодкина, 1986). С точки зрения концепции фитонизма, они также являются «сложными» цветками, не менее заслуживающими такого названия, чем стробилообразные цветки, например, у магнолии (*Magnolia*) или мышехвостника (*Myosurus*), которые также вполне могут быть приняты за соцветия, состоящие из таких же «элементарных» цветков. В. А. Красилов (1989) отмечает ряд трудностей, связанных с пониманием цветка у покрытосемянных растений, упоминая и о значительном приближении к понятию «цветок» у некоторых голосемянных (например, у *Welwitschia*). Действительно, «элементарные» цветки голосемянных — тычинки — ничем существенным не отличаются от тычинок покрытосемянных, а их мегаспорофиллы отличаются от плодолистиков лишь открытым положением семян.

Обычно трудности, связанные с предполагаемой эволюцией цветков, возникают при поисках единого предка всех покрытосемянных растений, если принимать их строгую монофилию, хотя мы убеждены в широкой парафилии как покрытосемянных, так и голосемянных, что позволяет отказаться от таких поисков. Эволюция цветков от невзрачных «эфедроидных» из одной тычинки и одного плодолистика к сложным цветкам — стробилоидам раналиевого типа так же невероятна, как и обратная ей эволюция.

Если попытаться дать определение цветка с точки зрения фитонной концепции, считая цветок свойственным лишь покрытосемянным растениям, то такое определение получается довольно громоздким. Проще было бы определить «элементарный» цветок как одиночный репродуктивный фитон, несущий пыльники (тычинка) или семязачатки (плодолистик), а обычный «сложный» цветок — как совокупность элементарных цветков (но иногда и только один такой цветок!), обычно окруженных стерилизованными репродуктивными фитонами или видоизмененными вегетативными фитонами, а часто только одними из них. Более пространное определение цветка может быть таким: цветками следует называть одиночные репродуктивные фитоны — тычинки и плодолистики, или, чаще, их скопления — побеги с сильно укороченной и имеющей ограниченный рост осью, не разделенные стерильными фитонами, но часто окруженные у основания стерилизованными репродуктивными фитонами или видоизмененными верхушечными вегетативными фитонами, образующими простой или двойной (из лепестков и чашелистиков) околоцветник. Основными функциями околоцветника являются защита фертильных фитонов от внешних воздействий и содействие переносу пыльцы с помощью различных агентов.

В заключение стоит остановиться на альтеративной гипотезе об эволюции репродуктивных органов у высших растений, основывающейся на уже не раз упоминавшейся нами выше теории гонофилла Melville (1962, 1963). Согласно ей, основной единицей, слагающей как вегетативные, так и репродуктивные побеги высших растений, является «гонофилл» — первичная структура, состоящая из 2 тесно связанных друг с другом ветвей — фотосинтезирующей и репродуктивной, несущей органы размножения. Фактически понятие гонофилл соответствует понятию фитона, у которого начавшееся разделение на вегетативную и репродуктивную части еще не завершилось превращением этих частей в самостоятельные фитоны. Отличной моделью такого первичного гонофилла могут служить особи такого оригинального папоротникообразного растения, как *Botrychium*, например, широко распространенного вида *B. lunaria*, всегда разделенные на вегетативную часть — трофофор и спороносящую часть — спорофор.

Согласно теории гонофилла, в ходе дальнейшей эволюции тело высших растений начинает строиться из таких двураздельных фитонов или гонофиллов, причем только вегетативными такие фитоны становятся за счет редукции репродуктивной части гонофилла. Репродуктивная ветвь может полностью редуцироваться, но у покрытосемянных растений она часто сохраняется в виде выроста вегетативной части гонофилла, соответствующего профиллу. Естественно, что профилл сохраняется как рудимент репродуктивной ветви, когда он берет на себя какую-либо другую функцию, например защиту растущей почечки зародыша злаков от внешних воздействий (колеоптиль), или интеркалярно растущего междоузлия стебля злаков от проникновения во влагалище чего-либо постороннего (язычок).

Подобную концепцию о гомологии профилла с репродуктивной ветвью гонофилла поддерживают автор «профилльной теории цветка» C. Grassl (1967), а также Н. Г. Рытова (1984). И Melville, и Рытова считают, что профилл и формирующаяся одновременно с ним боковая пазушная почка — производные одной и той же меристемы, которая теоретически должна была бы дать репродуктивную ветвь гонофилла. С этим нельзя не согласиться, но, на наш взгляд, очень важна эволюционная разновозрастность происхождения этих структур: ведь профилл является рудиментом очень древней репродуктивной ветви первичного двураздельного фитона — гонофилла, а пазушная почка — прогрессивное новообразование, возникшее в результате приобретения колониальной «сложной» особью растения способности к ветвлению побегов. Кроме того, апекс этой пазушной почки, дающей начало боковому побегу, в сущности ничем не отличается от апекса материнского побега.

Согласно Melville, вегетативная часть двураздельного фитона — гонофилла — в ходе эволюции также может полностью редуцироваться или сохраняться в тех случаях, когда она берет на себя определенную, необходимую для растения функцию. В сложном цветке покрытосемянных растений она, например, может принимать функцию защиты внутренних органов такого цветка от внешних воздействий или привлечения насекомых-опылителей, становясь лепестками. Мы уже упоминали выше, насколько хорошо соответствуют теории гонофилла лепестковидные структуры (фактически те же лепестки!) у *Potamogeton* и *Triglochin*, являющиеся вегетативной ветвью одного и того же с тычинкой гонофилла. Melville (1962) приводит много фактических данных по васкуляризации гинецея, подтверждающих соответствие вегетативной части плодолистиков вегетативной ветви гонофилла, а плаценты — репродуктивной ветви того же гонофилла, что выглядит довольно убедительно. Впрочем, и у голосемянных можно найти примеры, хорошо согласующиеся с теорией гонофилла (например, строение семенных чешуй у многих хвойных).

В общем, представления об эволюции высших растений на основе фитонов, разделившихся функционально на вегетативные и репродуктивные фитоны, и на основе двураздельных фитонов — гонофиллов, не так уж сильно отличаются друг от друга. В обоих случаях плодолистики вместе с плацентами соответствуют одному фитону — первичной особи. Но тычинка, с точки зрения теории гонофилла, может составлять один двураздельный фитон — гонофилл с развивающейся одновременно с ней лепестковидной структурой (как у *Potamogeton*). Допуская широкую парафилию покрытосемянных, можно предположить и возможность существования в разных их группах разных путей эволюции цветков.

Отметим еще, что, исходя из своей теории гонофилла, Melville (1963) также приходит к выводу о широкой парафилии покрытосемянных растений и к соответствию у них многих соцветий цветкам, а многих цветков соцветиям. Он пишет о том, что цветок — это скорее биологическая, чем морфологическая, единица, и потому более логично, например, рассматривать циатии молочаев и корзинки сложноцветных как цветки, подобные цветкам магнолиевых или розоцветных.

Естественно, что, рассматривая такой сложный вопрос, как переход от папоротникообразных к покрытосемянным, имеющим цветок, мы не могли остановиться более подробно на отдельных деталях, как и на многочисленных литературных источниках. Многое по этой проблеме имеется в цитированных выше работах А. Л. Тахтаджяна, В. А. Красилова, Н. В. Первухиной, А. П. Хохрякова и других, к которым мы и отсылаем читателей. Имеющаяся в литературе информация по ней в настоящее время достигла огромных размеров, и охватить ее трудно даже в капитальной сводке. Конечно, могут появиться новые, более удобные источники информации, подобные современному Интернету.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнаутова Е. М. Гаметофиты папоротников флоры СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2006. 16 с.

Змитрович И. В. Растительные эпифеномены и их экоморфологическая сущность // Вестн. экол., лесовед., ландшафтовед. 2006. № 7. С. 328.

Корчагина И. А. Систематика высших споровых растений с основами палеоботаники. СПб., 2001. 697 с.

Красилов В. П. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М., 1989. 263 с.

Лодкина М. М. Способ развития циатия молочайных — свидетельство его цветковой природы // Источники информации в филогенетической систематике растений. М., 1986. С. 43—44.

Мавродиев Е. В., Соколов Д. Д. О морфологии европейских видов семейств *Zannichelliaceae*, *Ruppiaceae*, *Potamogetonaceae* и *Zosteraceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 203. Вып. 5. С. 49—60.

Первухина Н. В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л., 1970. 169 с.

Романова М. А., Борисовская Г. М. Принципы структурной организации вегетативного тела папоротников: онтогенетический подход // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 2. С. 705—717.

Рытова Н. Г. Пазушная меристема и ее производные у видов рода *Cleistogenes* (*Poaceae*) по данным СЭМ (колониальный и организменный уровни организации тела растения) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 2. С. 170—179.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосемянных. М.; Л., 1964. 236 с.

Тахтаджян А. Л. Цветок // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 26—38.

Хохряков А. П. Соматическая эволюция однодольных. М., 1975. 196 с.

Хохряков А. П. Уровни полимеризации в эволюции растений // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1982. № 5. С. 722—737.

Цвелёв Н. Н. Эволюция фитомера у высших растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 2. С. 53—60.

Цвелёв Н. Н. Фитомеры и профиллы как составные части побегов сосудистых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 5. С. 54—57.

Цвелёв Н. Н. Зародыши семян покрытосемянных растений (*Magnoliophyta*) как первичные фитомеры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 4. С. 60—64.

Цвелёв Н. Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. М.; СПб., 2005. 408 с.

Gaudichaud C. Recherches generales sur 1 organographies la physiologie et 1 organogénie des végetaux // Ann. Sci. Nat. Bot. 1841. T. 15. P. 257—268.

Grassl C. O. Phylogenetics concepts and archetype of the Magnoliophytes Taxon. 1967. Vol. 16. N 5. P. 353—368.

Kato M. The phylogenetic relationship of *Ophioglossaceae* // Taxon. 1988. Vol. 37. N 2. P. 381—386.

Melville R. A new theory of the angiosperm flower: 1. The gynoeceum // Kew Bull. 1962. Vol. 16. N 1. P. 1—50.

Melville R. A new theory of the angiosperm flower: 2. The androecium // Kew Bull. 1963. Vol. 17. N 1. P. 1—63.

Remizova M., Sokoloff D., Rudall P. J. Evolution of the monocot gynoecium: evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japanolirion*, *Petrosavia* and *Narthecium* // Pl. Syst. Evol. 2006. Vol. 258. P. 183—209.

SUMMARY

The evolution of reproductive phytons from fern sporophylls to stamens and carpels of *Magnoliophyta* flowers is discussed. The definition of flower in the context of the phytonism concept is given. The reproductive phytons, namely stamens and carpels, are accepted as «elementary flowers». The gonophyll theory of R. Melville is discussed briefly.

УДК 581.45 : 561.5 : 551.763

© **Н. П. Маслова, Н. В. Горденко, Л. Д. Волкова**

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТЬЕВ *PLATANUS ACERIFOLIA* (*PLATANACEAE*) И ЗНАЧЕНИЕ КУТИКУЛЯРНОГО АНАЛИЗА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ МЕЛОВЫХ ЛИСТЬЕВ ПЛАТАНОВОГО ОБЛИКА

N. P. MASLOVA, N. V. GORDENKO, L. D. VOLKOVA.
EPIDERMAL STRUCTURE OF LEAVES IN *PLATANUS ACERIFOLIA* (*PLATANACEAE*) AND THE SIGNIFICANCE OF CUTICULAR ANALYSIS FOR IDENTIFICATION OF THE CRETACEOUS PLATANOIDS

Палеонтологический институт РАН
117497 Москва, ул. Профсоюзная, 123
Факс (495) 339-12-66
E-mail: paleobotany_ns@yahoo.com; gordynat@mail.ru

Поступила 17.5.2007

У современного растения *Platanus acerifolia* показана вариабельность кутикулярно-эпидермальных признаков листьев, которая зависит от их расположения в кроне дерева. Наряду с подтверждением общеизвестных представлений о различиях в признаках эпидермы у световых и у теневых листьев (закон Заленского) на примере *P. acerifolia* выявляется корреляция ряда эпидермальных признаков с формой листовой пластинки.

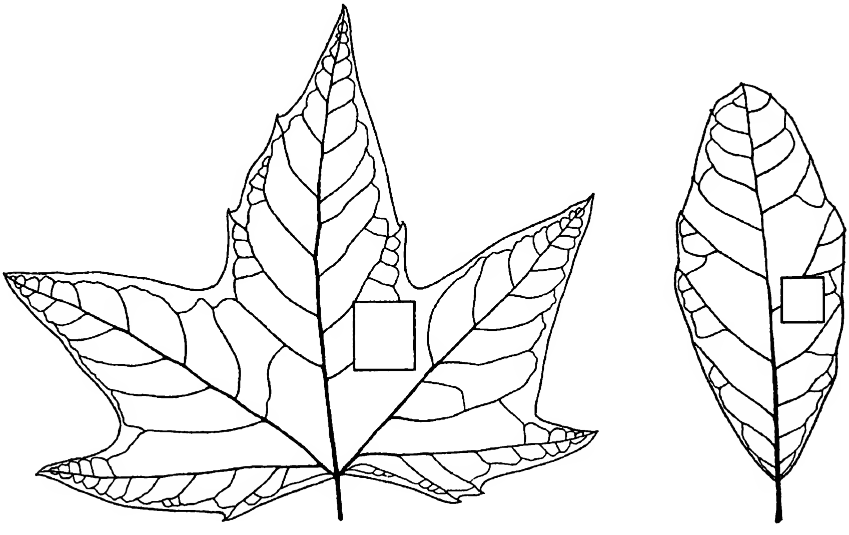
Ключевые слова: морфология, кутикулярно-эпидермальный анализ, систематика, *Platanaceae*, современные и ископаемые покрытосеменные.

Недавно проведенные нами исследования морфологии листьев современного вида *Platanus acerifolia* Willd. (Маслова и др., 2008) показали значительную изменчивость практически всех макроморфологических признаков листа. На основании формы листовой пластинки были выделены 3 основных морфотипа: 1) цельные листовые пластинки с перистым краспедодромным (в случае зубчатого края пластинки листа) или камптодромным (в случае цельного края пластинки листа) жилкованием; 2) асимметричные листовые пластинки с формирующейся лопастью только с одной стороны; 3) лопастные листовые пластинки с различной глубиной синусов между лопастями, цельным или зубчатым краем. Эти типы приурочены к различным участкам кроны дерева. Показана необходимость использования представления о высокой степени морфологической изменчивости листьев современного платана при определении таксономической принадлежности меловых листьев платанового облика.

Ранее эпидерма рода *Platanus* L. изучалась преимущественно с помощью светового микроскопа (Baas, 1969; Krassilov, 1973; Brett, 1979; Metcalfe, Chalk, 1979; Hably, 1980; Upchurch, 1984; Kvaček, Manchester, 2004). Данных, полученных при помощи сканирующей микроскопии, значительно меньше (Маслова, 1997; Kvaček et al., 2001; Carpenter et al., 2005). В статье представлены результаты исследования с помощью сканирующего электронного микроскопа кутикулярно-эпидермальных признаков *P. acerifolia* с целью выявления их возможных вариаций у листьев различных морфотипов, располагающихся в различных частях кроны и соответственно подвергающихся воздействию различных микроклиматических условий. Поскольку кутикулярно-эпидермальные данные все чаще используются для более точной диагностики ископаемого листового материала, знание пределов индивидуальной изменчивости этих признаков имеет особое значение.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили листья *Platanus acerifolia*, являющегося гибридным видом (*P. occidentalis* L. × *P. orientalis* L.) и обладающего самой высокой степенью полиморфности листовых пластинок в пределах рода. Гербарный материал, послуживший основой для настоящего исследования, был собран в Анапе (Краснодарский край) летом 2004—2006 гг. Листья, собранные с определенного дерева и побега, этикетировались. Изучение кутикулярно-эпидермальных признаков выполнялось у листьев, собранных как внутри кроны дерева, так и по ее периферии. Для исследования вырезались участки листовой пластинки, расположенные в ее центральной части (см. рисунок). Исследованы следующие типы листьев: 1) мелкие лопастные листья с плотной, грубой текстурой, располагающиеся на вершине побегов в верхней части кроны; 2) крупные лопастные листья с нежной бумажистой текстурой, располагающиеся внутри кроны; 3) лопастные листья средних размеров с промежуточными типом текстуры, располагающиеся в центре побегов в центральной части кроны; 4) цельные листья с нежной текстурой, располагающиеся в глубине кроны. Фотографии сделаны при помощи сканирующего электронного микроскопа CamScan.



Лопастной и цельный листья *Platanus acerifolia*.

Прямоугольником отмечен фрагмент листа, взятый для кутикулярно-эпидермального анализа.

Результаты исследования

Как было показано ранее нами (Маслова и др., 2008), вариационный ряд форм листовой пластинки *P. acerifolia* включает весь спектр вариантов, присущих роду *Platanus* в целом — от цельных листовых пластинок до лопастных с различной степенью выраженности лопастности. Исходя из полученных данных по распределению разных морфотипов листьев в пределах кроны одного дерева, мы изучили особенности кутикулярно-эпидермального строения для листьев, сформировавшихся в различных микроклиматических условиях. В результате было выделено 4 группы листьев *P. acerifolia*, основанные на особенностях морфологии и кутикулярно-эпидермального строения.

Группа 1 (табл. I, *1—4*). Мелкие лопастные листья с плотной, грубой текстурой, располагающиеся на вершинах побегов в верхней части кроны (условия повышенного освещения, иссушения под действием ветра и пониженного водоснабжения). Внешне листья этой группы заметно отличаются от других листьев более толстыми, грубыми листовыми пластинками с хорошо развитой сетью достаточно мощных жилок и сильным опушением. Листья гипостоматные.

Верхняя поверхность листовой пластинки. Кутикула достаточно мощная, ее наружная поверхность относительно гладкая; редкая складчатость, ориентированная преимущественно вдоль длинных осей основных клеток эпидермы, слабо выражена.

Основные клетки эпидермы верхней поверхности листовой пластинки неправильно четырехугольные или полигональные, 10—20 × 20—40 мкм, с более или менее прямыми утолщенными антиклинальными стенками и неотчетливо продольно складчатыми периклинальными стенками. В костальной зоне клетки четырехугольные, вытянутые вдоль оси жилки. Трихомы многочисленные, в числе 20—30 на 1 мм^2 поверхности листа, расположенные как на жилках, так и более или менее равномерно в пределах ареол. Различается два вида трихом — канделяброобразные (после опадания остаются округлые основания) и округлые (железистые). Диаметр основания канделяброобразных трихом равен 12—18 мкм, диаметр головчатых железистых трихом — 27—30 мкм.

Нижняя поверхность листовой пластинки. Кутикула относительно мощная, ее наружная поверхность мелкоскладчатая, при этом складки располагаются большей частью параллельно длинной оси клеток.

Основные клетки эпидермы нижней поверхности листовой пластинки полигональные или неправильно четырехугольные, 10—20 × 20—30 мкм, антиклинальные стенки клеток прямые, наружные периклинальные стенки продольно мелкоскладчатые. В костальной зоне преобладают вытянутые четырехугольные клетки. Устьица беспорядочно ориентированные, большей частью широкоовальные, реже почти округлые, размером от 15 × 30 до 30 × 35 мкм. Устьичные аппараты аномоцитные, в числе около 50 на 1 мм^2 поверхности листа. Побочные клетки в числе 5—6. Замыкающие клетки устьиц приподняты над поверхностью эпидермиса, образуя в рельефе кольцеобразное возвышение. Часто вокруг этого возвышения образуются концентрические складки. Наружные апертуры устьиц эллиптические. Внутренняя устьичная щель веретеновидная. У отдельных более крупных устьиц наблюдаются многочисленные, радиально расходящиеся мелкие параллельные складки кутикулы, перпендикулярные их длинной оси. Трихомы достаточно многочисленные, в числе 10—20 на 1 мм^2 поверхности листа, большей частью приуроченные к жилкам листа. Отмечаются основания канделяброобразных трихом диаметром 15—20 мкм и округлые, железистые трихомы диаметром до 30 мкм.

Группа 2 (табл. I, *5—8*). Крупные лопастные листья с нежной бумажистой текстурой, располагающиеся внутри кроны (условия пониженного освещения, иссушения под действием ветра и относительно меньшего водоснабжения). Текстура этих листьев тонкая, бумажистая, сеть жилкования достаточно редкая, видимое опушение отсутствует. Листья гипостоматные.

Верхняя поверхность листовой пластинки. Кутикула относительно тонкая, ее наружная поверхность обнаруживает отчетливую складчатость, ориентированную преимущественно вдоль длинных осей основных клеток эпидермы. Основания трихом окружены радиально расположенными кутикулярными складками.

Основные клетки эпидермы верхней поверхности листовой пластинки большей частью четырехугольные, 15—30 × 25—40 мкм, антиклинальные клеточные стенки утолщенные, прямые или слабо вогнутые, наружные периклинальные стенки продольно мелкоскладчатые. Клетки костальной зоны четырехугольные, вытянутые вдоль оси жилки. Трихомы в числе около 20 на 1 мм^2 поверхности листа, в основном расположены вблизи жилок листа. Диаметр основания канделяброобразных трихом равен 15—20 мкм.

Нижняя поверхность листовой пластинки. Кутикула тонкая, ее наружная поверхность мелкоскладчатая, складки располагаются большей частью параллельно длинной оси клеток.

Основные клетки эпидермы нижней поверхности листовой пластинки неправильно четырехугольные, 15—20 × 40—45 мкм, антиклинальные клеточные стенки прямые или слабо изогнутые, наружные периклинальные стенки продольно мелкоскладчатые. К костальной зоне приурочены продольно вытянутые четырехугольные клетки. Устьица беспорядочно ориентированы, от широкоовальных до округлых, размером от 25 × 40 до 20 × 20 мкм. Устьичные аппараты аномоцитные, в числе 20—30 на 1 мм^2 поверхности листа. Побочные клетки в числе 5—6. Замыкающие клетки устьиц приподняты над поверхностью эпидермы, образуя в рельефе более или менее отчетливое кольцеобразное возвышение. Наружные апертуры устьиц эллиптические. Внутренняя устьичная щель веретеновидная. У более крупных устьиц вокруг кольцеобразного возвышения имеется несколько дистальных кольцеобразных складок, часто волнистых. У них также наблюдаются многочисленные, радиально расходящиеся мелкие параллельные складки кутикулы, перпендикулярные их длинной оси. Трихомы относительно малочисленные, в числе 5—6 на 1 мм^2 поверхности листа, большей частью приуроченные к жилкам листа. Преобладают основания канделяброобразных трихом диаметром до 20 мкм, округлые, железистые трихомы диаметром 20—30 мкм встречены значительно реже.

Группа 3 (табл. II, *1—4*). Лопастные листья средних размеров, располагающиеся в центре побегов в центральной части кроны (условия среднего освещения, иссушения под действием ветра и относительно меньшего водоснабжения). Листья этой группы характеризуются промежуточным типом текстуры, средней степенью выраженности жилкования. Листья гипостоматные.

Верхняя поверхность листовой пластинки. Наружная поверхность кутикулы гладкая, с редкой продольной складчатостью, ориентированной вдоль длинной оси основных клеток эпидермы.

Основные клетки эпидермы верхней поверхности листовой пластинки четырехугольные или полигональные, 20—30 × 25—40 мкм, с более или менее прямыми антиклинальными стенками и редкой продольной складчатостью на периклинальных стенках. В костальной зоне клетки четырехугольные, вытянутые вдоль оси жилки. Трихомы в числе около 10 на 1 мм^2 поверхности листа, расположенные как на жилках, так и более или менее равномерно в пределах ареол. Округлые основания канделяброобразных трихом диаметром 10—15 мкм в основном приурочены к жилкам. Реже встречаются головчатые железистые трихомы диаметром до 28 мкм, расположенные в пределах ареолы вне жилок.

Нижняя поверхность листовой пластинки. Наружная поверхность кутикулы продольно тонкоскладчатая.

Основные клетки эпидермы нижней поверхности листовой пластинки полигональные или четырехугольные, 10—20 × 15—35 мкм, антиклинальные клеточные стенки прямые, периклинальные стенки продольно тонкоскладчатые. Клетки костальной зоны четырехугольные, вытянутые в длину. Устьица ориентированы беспорядочно, широкоовальные или округлые, размером от 35 × 30 до 20 × 20 мкм. Устьичные аппараты аномоцитные, в числе 30—40 на 1 мм^2 поверхности листа. Побочные клетки в числе 5—6. Замыкающие клетки устьиц приподняты над поверхностью эпидермы, образуя в рельефе отчетливое кольцеобразное возвышение. У некоторых устьиц вокруг кольцеобразного возвышения имеются дистальные волнистые, кольцеобразные складки. У многих устьиц наблюдаются многочисленные, радиально расходящиеся мелкие параллельные складки кутикулы, перпендикулярные их длинной оси. Наружные апертуры устьиц эллиптические. Внутренняя устьичная щель веретеновидная. Трихомы в числе до 10 (8) на 1 мм^2 поверхности листа, большей частью располагаются вблизи жилок листа. Встречаются как основания канделяброобразных трихом диаметром до 20 мкм, так и железистые трихомы диаметром 30—35 мкм.

Группа 4 (табл. II, *5*—*8*). Цельные листья, располагающиеся в глубине кроны (условия пониженного освещения, иссушения под действием ветра и относительно большего водоснабжения). Отличительными особенностями этой группы листьев являются нежная текстура листовой поверхности и очень тонкая сеть жилкования. Листья эпистоматные (устьица встречаются группами, в основном приурочены к жилкам).

Верхняя поверхность листовой пластинки. Кутикула тонкая, покрыта частыми тонкими разнонаправленными в пределах периклинальных клеточных стенок складками; наблюдаются радиально расположенные кутикулярные складки, расходящиеся от устьиц и оснований трихом.

Основные клетки эпидермы верхней поверхности листовой пластинки амебовидные, 30—35 × 40—45 мкм, антиклинальные клеточные стенки извилистые, амплитуда извилистости 10—15 мкм. Наружные периклинальные стенки орнаментированы разнонаправленными тонкими складками. Форма клеток в костальной зоне практически не меняется. Аномоцитные устьица редкие, приуроченные к жилкам или сгруппированные по нескольку в пределах ареолы. Трихомы малочисленные, в числе 2—4 на 1 мм^2 поверхности листа, основания канделяброобразных трихом, расположенные в основном на жилках, диаметром 15—30 мкм.

Нижняя поверхность листовой пластинки. Кутикула тонкая, складчатость на основных клетках эпидермы практически не выражена. Тонкая складчатость наблюдается преимущественно на побочных и на клетках костальных зон.

Основные клетки эпидермы нижней поверхности листовой пластинки разнообразны по форме — от четырехугольных или полигональных до амебовидных размером 8—10 × 20—25 мкм, антиклинальные клеточные стенки в различной степени извилистые. В костальной зоне клетки практически неотличимы от основных клеток эпидермы, иногда более или менее продольно вытянутые. Устьица беспорядочно ориентированы, от овальных до округлых, размером от 20 × 35 до

12 × 12 мкм. Устьичные аппараты преимущественно аномоцитные, в числе 60—70 на 1 мм^2 поверхности листа. Кроме аномоцитных, редко присутствуют парацитные устьичные аппараты. Побочные клетки в числе 4—7. Наружные апертуры устьиц эллиптические. Наряду с устьицами, приподнимающимися над уровнем поверхности основных клеток эпидермы, присутствуют устьица более тонко кутинизированные, окруженные тонкими кольцевыми кутикулярными складками. Некоторые из этих мелких устьиц, по-видимому, абортивные, с неразвитыми апертурами, что придает им сходство с основаниями трихом. Имеются сближенные устьица с граничащими замыкающими клетками. Внутренняя устьичная щель веретеновидная. Встречаются отдельные значительно более крупные устьица, сильно приподнятые над побочными клетками, от которых радиально расходятся складки кутикулы, перпендикулярные длинной оси устьица и орнаментированные более мелкими параллельными складками. Трихомы малочисленные, в числе 2—3 на 1 мм^2 поверхности листа, большей частью приуроченные к жилкам листа. Встречаются основания канделяброобразных трихом диаметром 10—15 мкм, а также округлые железистые трихомы диаметром до 25 мкм.

Обсуждение результатов исследования

Все изученные группы листьев *P. acerifolia* в целом характеризуются единым планом строения эпидермы. Различия касаются таких признаков, как степень извилистости и толщина антиклинальных стенок основных клеток эпидермы, тип и диаметр оснований трихом, степень и тип складчатости кутикулы нижней и верхней поверхностей листовой пластинки. Также наблюдаются вариации в размерных и количественных характеристиках эпидермальных структур. Данные, касающиеся особенностей кутикулярно-эпидермального строения листьев различных морфотипов *P. acerifolia*, сведены в таблицу.

Особенности кутикулярного покрова. Мощность кутикулы листьев *P. acerifolia* неодинакова у разных морфотипов листьев. Наиболее развитой кутикулой характеризуются мелкие лопастные листья с плотной, грубой текстурой, сосредоточенные на вершине побегов в верхней части кроны (группа 1), у которых, в свою очередь, кутикула более толстая на верхней поверхности листа. Очертания клеточных стенок в этом случае практически не просматриваются. Кроме того, поверхность листа более или менее равномерно покрыта параллельными стриатными складками, радиально расходящимися от оснований трихом. Самая тонкая кутикула отмечена на нижней поверхности листа цельных листьев, расположенных в глубине кроны (группа 4). Радиальная складчатость наблюдается у этих листьев только вокруг более крупных устьиц или оснований трихом. Листья этой группы имеют также характерную очень мелкую извилистую складчатость кутикулы верхней поверхности листа, разнонаправленную в пределах периклинальных клеточных стенок.

По литературным данным (Carpenter et al., 2005), кутикула всех видов *Platanus* (даже у вечнозеленого *P. kerrii* Gagnep.) тонкая особенно на нижней стороне листа, у видов *P. orientalis* и в меньшей степени *P. acerifolia* складчатость более выражена на нижней поверхности, чем на верхней. По нашим наблюдениям, у цельных листьев, расположенных в глубине кроны (группа 4), кутикула верхней поверхности листа несет заметную складчатость, радиально расходящуюся от оснований трихом и редко встречающихся устьиц, а кроме того, характерную очень мелкую извилистую складчатость, разнонаправленную в пределах периклинальных

Особенности кутикулярно-эпидермального строения листьев различных морфотипов *Platanus acerifolia*

Признаки / Морфотипы листьев	Складчатость кутикулы	Эпидерма верхней поверхности листа						
		форма основных клеток	размер основных клеток, мкм	антиклинальные клеточные стенки	трихомы			устьица
					число на 1 мм^2	канделябровидные, диаметр, мкм	железистые, диаметр, мкм	
Группа 1	Радиальная от основания трихом (++)	Неправильно четырехугольные или полигональные	10—20 × 20—40	Прямые	20—30	12—18	27—30	—
Группа 2	То же (++)	Неправильно четырехугольные	15—30 × 25—40	Прямые или слабо изогнутые	20	15—20	—	—
Группа 3	То же (+)	Полигональные или четырехугольные	20—30 × 25—40	Прямые	10	10—15	До 28	—
Группа 4	То же (+), а также мелкая складчатость, параллельная длинной оси клеток	Амебовидные	30—35 × 40—50	Извилистые	2—4	15—30	—	+

Продолжение таблицы

Признаки / Морфотипы листьев	Эпидерма нижней поверхности листа								
	форма основных клеток	размер основных клеток, мкм	антиклинальные клеточные стенки	трихомы			устьица		
				число на 1 мм^2	канделябровидные, диаметр, мкм	железистые, диаметр, мкм	число на 1 мм^2	форма	размер, мкм
Группа 1	Полигональные или неправильно четырехугольные	10—20 × 20—30	Прямые	10—20	15—20	До 30	50	Широкоовальные или почти округлые	15 × 30 (30 × 35)
Группа 2	Неправильно четырехугольные	15—20 × 40—45	Прямые или слабо изогнутые	5—6	20	20—30	20—30	То же	25 × 40 (20 × 20)
Группа 3	Полигональные или четырехугольные	10—20 × 15—35	Прямые	До 10 (8)	20	30—35	30—40	» »	30 × 35 (20 × 20)
Группа 4	От четырехугольных и полигональных до амебовидных	8—10 × 20—25	Извилистые	2—3	10—15	До 25	60—70	От овальных до округлых	20 × 35 (12 × 12)

Примечание. «—» — признак отсутствует, «+» — признак выражен, «++» — признак хорошо выражен.

клеточных стенок. По этим признакам листья этого морфотипа существенно отличаются от листьев других морфотипов.

Основные клетки эпидермы листа. Клетки эпидермы как верхней, так и нижней поверхностей листа несколько различаются по форме и размерам у разных выделенных морфотипов. Преобладание четырехугольных клеток с утолщенными прямыми или слегка изогнутыми антиклинальными стенками отмечено в эпидерме крупных лопастных листьев с нежной бумажистой текстурой, расположенных внутри кроны (группа 2). У лопастных листьев групп 1 и 3, различающихся расположением в кроне, форма клеток эпидермы варьирует от четырехугольной до полигональной, антиклинальные стенки преимущественно прямые, реже слабо извилистые. Заметно обособляется по форме клеток эпидермы группа 4. Амебовидные клетки эпидермы верхней поверхности листа имеют значительную амплитуду извилистости (10— 15 мкм), клетки нижней поверхности листа варьируют от четырехугольных, полигональных с волнистыми антиклинальными стенками до амебовидных. Таким образом, в пределах одного дерева отмечается значительная вариабельность формы клеток эпидермы листа, а также широкий диапазон изменчивости антиклинальных стенок клеток — от прямых до сильно извилистых.

Различие форм клеток эпидермы нижней поверхности листьев в пределах одной особи в зависимости от расположения на побеге было показано для *Quercus pedunculata* Ehrh. (Заленский, 1904). Клетки с сильно извилистыми стенками (до амебовидных) были встречены в эпидерме листьев ветви третьего порядка в нижней части кроны, в то время как верхушечные листья характеризовались прямыми антиклинальными стенками клеток эпидермы. Такая вариабельность клеточных стенок связывалась автором с различным вертикальным положением листьев в кроне дерева, и вследствие этого различным уровнем водоснабжения. Также описаны различия в степени извилистости клеточных стенок теневых и световых листьев (Шенников, 1950). Как показано нами на примере листьев *P. acerifolia*, собранных с одного дерева, форма клеток эпидермы и степень извилистости их стенок могут существенно меняться в зависимости от места расположения листа в кроне дерева.

На материале *P. acerifolia* мы отмечаем относительно независимое от этих внешних факторов (уровень освещения и водоснабжения) проявление извилистости клеточных стенок у листьев одной особи — извилистые клеточные стенки имеются как у «теневых» (растущих в центре кроны), так и у «световых» (растущих на прикорневых побегах и у пневой поросли) листьев группы 4. Таким образом, проявление признака извилистости клеточных стенок у *P. acerifolia* прямо коррелирует с формой листовой пластинки — сильно извилистые антиклинальные стенки клеток имеют только цельные морфотипы листьев.

Необходимо отметить также, что у листьев группы 4 форма клеток эпидермы верхней и нижней поверхности листа несколько различны — эпидерма верхней поверхности составлена исключительно амебовидными клетками, в то время как нижняя эпидерма представлена большей частью полигональными (четырехугольными) клетками, реже — амебовидными. Это противоречит мнению P. Baas (1969) об идентичности эпидермальных клеток обеих поверхностей листьев *Platanus*.

Устьица. Большинство листьев *P. acerifolia* гипостоматные, однако цельные листья, располагающиеся в глубине кроны (группа 4), эпистоматные, имеют редкие устьица, как правило расположенные в области жилок или сгруппированные по нескольку в пределах ареолы.

Вариации признаков устьичных комплексов у *P. acerifolia* касаются типа устьичного аппарата, характера развития кутикулярного покрова замыкающих клеток, формы устьиц, их размеров и числа на единицу поверхности. Доминирующим типом устьичных аппаратов является аномоцитный, однако встречаются и парацитные устьица. В целом устьичные аппараты рода *Platanus* классифицируются как аномоцитные (Metcalfe, Chalk, 1950). В. А. Красилов (Krassilov, 1973) также описывает устьица у *Platanus* как аномоцитные, но указывает, что нередко встречается пара узких парацитных вспомогательных клеток. E. Fryns-Claessens и W. Van Cottem (1973) отнесли устьица *Platanus kerrii*, описанные Baas (1969), к циклоцитному типу. D. Brett (1979) описал устьица современного *P. orientalis* как плейопарацитные. Carpenter с соавт. (2005) показали, что виды современного *Platanus* характеризуются аномоцитным, латероцитным, а также иногда парацитным типом устьичных аппаратов.

J. Van Horn и D. L. Dilcher (1975) отметили, что у *Platanus* замыкающие клетки слегка приподнимаются над побочными. Изучение эпидермы современного *P. occidentalis* (Маслова, 1997) показало, что замыкающие клетки устьиц существенно приподняты над поверхностью основных клеток эпидермы, образуя цилиндрические (в плане кольцеобразные) возвышения. Бóльшая часть устьиц *P. acerifolia* также характеризуется такой особенностью устьичного аппарата, однако наряду с устьицами с развитым цилиндрическим возвышением у листьев группы 2 и 4 присутствуют устьица с более тонко кутинизированными замыкающими клетками, не выступающими над поверхностью эпидермы и окруженными дистальными кольцевыми кутикулярными складками.

У *P. acerifolia* устьица имеют преимущественно широкоовальную форму, однако у листьев группы 4 форма устьиц варьирует от овальных (20 × 35 мкм) до округлых (12 × 12 мкм). Листья этой группы по сравнению с листьями других изученных нами групп характеризуются также более широкими пределами изменчивости размеров устьиц, максимальным числом устьиц на 1 мм^2 (60—70 против минимального 20—30 у листьев группы 2), а также редкими парацитными устьицами. Листья группы 4 в основном располагаются внутри кроны дерева, т. е. в условиях относительно меньшего освещения и иссушения под действием потоков воздуха. Значительно большее по сравнению с другими морфотипами листьев число устьиц на единицу поверхности листа у листьев группы 4 противоречит устоявшемуся мнению о более редких устьицах в эпидерме теневых листьев (Заленский, 1904; Горышина, 1979; Лотова, 2000).

Трихомы. Все виды *Platanus* обладают канделябровидными трихомами, которые имеют различную плотность и опадаемость среди видов (Baas, 1969; Nixon, Poole, 2003). Они могут формировать опушенный покров, который полностью скрывает устьица, что является важным фактором для регуляции транспирации. Baas (1969) показал присутствие у *Platanus* также и железистых трихом, но отметил, что трихомы такого типа открываются на очень ранних стадиях развития листа и не могут быть найдены у зрелых листьев. Однако C. Metcalfe и L. Chalk (1979) показали наличие железистых трихом у *Platanus* и на более поздних стадиях развития листа. Крупный пельтатный железистый тип трихом был описан у ископаемых платановых листьев. Этот признак стал одним из основных диагностических признаков, характеризующих вымерший подрод *Glandulosa* (Kvaček et al., 2001; Kvaček, Manchester, 2004).

Эпидерма листьев *P. acerifolia* несет как канделябровидные, так и железистые трихомы. Сложные трихомы (развивающиеся на контакте двух или более клеток), отрываясь, оставляют, как правило, утолщенное округлое основание, простые (развивающиеся на одной клетке) — цилиндрические папилловидные ножки. Железистые трихомы характеризуются различной степенью кутинизации, в результате чего имеют либо почти цилиндрическую (при более сильной кутинизации) или округлую, в разной степени сплющенную (при менее выраженной кутинизации) форму. Молодые железистые трихомы имеют, как правило, куполовидную форму, постепенно меняющуюся на головчатую, на более поздних стадиях могут появляться короткие ножки. По наибольшему числу трихом на единицу поверхности листа обособляется группа 1, что, в целом, отражает известную тенденцию большего опушения листьев, подвергающихся повышенному освещению (Заленский, 1904; Горышина, 1979; Лотова, 2000). Следует отметить, что железистые трихомы не встречены в эпидерме верхней поверхности листьев групп 2 и 4 («теневые» листья). Диаметр канделяброобразных трихом эпидермы верхней поверхности листьев примерно одинаков в группах 1—3, в то время как в группе 4 такие трихомы имеют различные по диаметру основания — от 15 до 30 мкм. В эпидерме нижней поверхности листьев группы 4 канделябровидные трихомы имеют значительно меньшие по сравнению с листьями других групп диаметры оснований.

Значение кутикулярно-эпидермальных признаков при определении таксономической принадлежности меловых листьев платанового облика

Проблема разграничения и идентификации меловых листьев платанового облика стоит достаточно остро в силу того, что такие листья, с одной стороны, обладают высокой степенью изменчивости различных морфологических признаков, а, с другой стороны, морфотип листа, наиболее характерный для видов подрода *Platanus* современного рода *Platanus*, возникнув в раннем мелу, остался до настоящего времени в общих чертах неизменным. Более подробно эта ситуация рассматривалась нами ранее (Маслова и др., 2005; Maslova, 2007; Маслова и др., 2008). Здесь отметим только, что определение меловых дисперсных листьев платанового облика исключительно по морфологическим признакам (большей частью, по комбинациям одних и тех же признаков) не приводит к истинному пониманию таксономического разнообразия древних *Platanaceae.*

Для более точной диагностики ископаемого листового материала все чаще используются кутикулярно-эпидермальные данные. До недавнего времени подобные сведения были достаточно фрагментарны, а подчас и противоречивы. Например, листья, обладающие типичной «платановой» морфологией, подчас демонстрировали отличные от платановых особенности эпидермального строения. Так, сеноманский *Platanus cuneifolia* (Bronn) Jarmolenko по эпидермальным признакам сближался с сем. *Menispermaceae* (Rüffle, 1968). Морфологически сходные с *Platanus* листья, ассоциирующие с меловыми тычиночными соцветиями рода *Sarbaya*, имеют эпидермальные признаки, характерные для современного *Quercus ilex* L. и некоторых ископаемых *Fagaceae* (Алексеенко, Красилов, 1980; Krassilov, Shilin, 1995). Позднемеловой *Protophyllum ignatianum* Krysht. et Baik., по признакам общей морфологии листа сближаемый с платановыми и частично с гамамелидовыми, по эпидермальному строению, по мнению Красилова, близок к роду *Liquidambar* из сем. *Hamamelidaceae* (Krassilov, 1973).

Нередко данные кутикулярно-эпидермального анализа способствуют более точной диагностике листового материала. Так, на основании кутикулярно-эпидермальных признаков была установлена принадлежность к сем. *Platanaceae* родов *Platimeliphyllum* N. Maslova (Маслова, 2002) и *Arthollia* Golovneva et Herman (Maslova, 2003). Сильно различающиеся по внешней морфологии листовые морфотипы из цагаянской свиты Амурской обл. на основании идентичности эпидермальных признаков были отнесены Красиловым (1976) к одному виду «*Platanus*» *raynoldsii* Newberry emend. R. W. Brown.

Предпринята попытка применения кутикулярного анализа для родовой диагностики дисперсных меловых листьев платанового облика (Golovneva, 2003; Головнева, 2004, 2007). К сожалению, к настоящему времени обнародован только один род *Tasymia* Golovneva, отнесенный к сем. *Platanaceae* (Головнева, 2008), однако, как следует из более ранних публикаций (Головнева, 2004), на основании кутикулярно-эпидермальных различий среди платановых Лено-Вилюйской и Чулымо-Енисейской впадин были выделены 2 новых рода, 9 новых видов и 16 новых комбинаций. Автором сделан вывод о значительно более высоком разнообразии кутикулярно-эпидермальных структур меловых платановых по сравнению с современным родом *Platanus*. Относительно таксономической самостоятельности рода *Tasymia* возникают определенные сомнения. Макроморфологические признаки этих листьев практически укладываются в пределы изменчивости современного рода *Platanus*, эпидермальные же отличия, как указывает автор рода, заключаются в большем числе железистых трихом, большей степени их кутинизации, а также наличии кутинизированного кольца в основании трихом и формировании у трихом ножки. Количественные и размерные характеристики эпидермальных структур, однако, большей частью имеют зависимость от тех или иных экологических факторов, а потому не могут иметь решающего значения при установлении таксономической принадлежности листьев. В то же время остальные признаки также не являются уникальными и описаны для листьев современных видов *Platanus* (например, Carpenter et al., 2005). Как справедливо отмечает Головнева (Golovneva, 2005; Головнева, 2007), эпидерма у всех платановых имеет в общих чертах сходный план строения, а отдельные виды и роды различаются по незначительным кутикулярно-эпидермальным признакам. В связи с этим выделение новых родов ископаемых платановых на основании комбинаций известных признаков (в том числе кутикулярно-эпидермальных) кажется нам неоправданным. Такой подход только увеличивает число родов, диагностические признаки которых в значительной мере перекрываются. Возникающая при этом таксономическая «инфляция» не способствует пониманию истинного таксономического разнообразия ископаемых платановых.

Как показано нами на примере листьев *P. acerifolia*, кутикулярно-эпидермальные признаки могут существенно меняться в зависимости от места расположения листа в кроне дерева. Также наблюдаются различия (не только количественные, но и качественные) в кутикулярно-эпидермальных характеристиках листьев различных морфотипов *P. acerifolia*. Так, например, основные клетки эпидермы цельных листьев группы 4, располагающихся в глубине кроны в основании побегов (а следовательно, имеющих пониженный по сравнению с другими листьями световой фон), имеют сильно извилистые антиклинальные стенки (до амебовидных форм) в отличие от клеток эпидермы лопастных листьев группы 1, располагающихся по периферии кроны (более сильный световой фон), что согласуется с полученными ранее данными (Заленский, 1904; Горышина, 1979; Лотова, 2000). Однако цельные листья *P. acerifolia*, расположенные в основании побегов-волчков и пневой поросли (повышенный световой фон), также имеют сильно извилистые стенки основных клеток верхней и нижней эпидермы, отличаясь от листьев этого морфотипа, растущих на обычных побегах (пониженный световой фон), более толстыми антиклинальными стенками клеток, большим числом трихом, а также более плотной текстурой листа и более мощными вторичными и третичными жилками. Следовательно, можно сделать вывод о значительно более сложной, нежели исключительно экологической, предопределенности эпидермальных признаков. В случае *P. acerifolia* мы отмечаем корреляцию формы листовой пластинки и извилистости антиклинальных стенок основных клеток эпидермы.

Исследованиями ряда авторов (Kvaček et al., 2001) показано, что основные клетки эпидермы современных видов *Platanus* имеют прямые или слегка извилистые антиклинальные стенки, однако ископаемые виды *P. neptuni* (Ettingshausen) Bůžek, Holy et Kvaček, *P. fraxinifolia* (Johnson et Gilmore) Walther и *P. bella* (Heer) Kvaček, Manchester et Guo, имеющие цельные листовые пластинки, характеризуются волнистыми (до глубоко волнистых, амебовидных) клеточными стенками. При этом у позднеэоценового—позднемиоценового *P. neptuni* (Kvaček, Manchester, 2004) меньшая волнистость антиклинальных клеточных стенок наблюдается у мелких (по мнению авторов, предположительно световых) листьев, бóльшая — у теневых листьев. Сходную с листьями *P. acerifolia* (группа 4) картину демонстрируют цельные листья раннепалеоценового вида *Platimeliphyllum valentinii* Kodrul et N. Maslova (Kodrul, Maslova, 2007), отличающегося сильно извилистыми антиклинальными стенками основных клеток эпидермы верхней поверхности листа, а также сходным с *P. acerifolia* спектром форм основных клеток нижней эпидермы — от четырехугольных или полигональных до амебовидных. Листья *Platimeliphyllum valentinii* характеризуются рядом признаков, присущих как представителям *Platanaceae*, так и *Hamamelidaceae*, а также ассоциируют с различными репродуктивными структурами, проявляющими признаки обоих семейств (Маслова, Кодрул, 2003; Маслова и др., 2007).

У листьев разных морфотипов в пределах одного дерева у *P. acerifolia* кроме различий в форме и степени извилистости антиклинальных стенок основных клеток эпидермы наблюдаются варианты в числе, размерах, степени кутинизации трихом, числе и особенностях строения устьиц. Таким образом, найденные в ископаемом состоянии листья различных морфотипов *P. acerifolia*, как бы собранные с одного дерева, по макроморфологическим (Маслова и др., 2008), а также по кутикулярно-эпидермальным признакам, могли бы быть отнесены к различным таксонам покрытосеменных растений.

Исследования G. Upchurch (1984) показали, что характерные для сем. *Platanaceae* кутикулярно-эпидермальные признаки сформировались уже в альбе. Изученные этим исследователем кутикулы меловых листьев платанового облика, а также листьев *Sapindopsis* демонстрировали особенности, присущие *Platanaceae* (преимущественно аномоцитный тип устьичного аппарата, характер трихом, радиально расходящиеся от устьиц и оснований трихом кутикулярные складки, железистые трихомы). Upchurch (1984) и Kvaček et al. (2001) описали основания трихом *Platanus* с округлым рубцом, расположенные на контакте двух или более нижележащих эпидермальных клеток, что также известно и для некоторых других вымерших платановых (Kvaček, Manchester, 2004). Подробное описание типов эпидермальных структур у ряда видов современного платана в сравнении с таковыми у представителей сем. *Proteaceae* дано в обстоятельной работе Carpenter et al. (2005).

Таким образом, анализ литературных данных, а также наши собственные исследования показывают, что сформировавшийся в раннем мелу комплекс кутикулярно-эпидермальных признаков, свойственных сем. *Platanaceae*, не претерпев существенных изменений, остался в целом стабильным до настоящего времени. Видовые различия по признакам строения эпидермы в пределах современного рода практически не выражены, в то время как вымершие представители *Platanus* внесли в копилку эпидермальных признаков рода довольно существенный вклад (на ископаемом материале в составе рода *Platanus* выделен подрод *Glandulosa*

(Kvaček et al., 2001), по эпидермальным признакам характеризующийся относительно крупными пельтатными железистыми трихомами и сильно извилистыми антиклинальными стенками основных клеток эпидермы). Отметим, что авторы подрода *Glandulosa* справедливо не преувеличивали значимость эпидермальных отличий ископаемых находок, рассматривая их в рамках рода *Platanus*. Так или иначе, все известные на сегодняшний день кутикулярно-эпидермальные признаки или их комбинации у ископаемых листьев платанового облика укладываются в пределы изменчивости рода *Platanus* и не могут служить надежным критерием для их родовой и видовой диагностики, определяя лишь их принадлежность или близость к сем. *Platanaceae*.

Благодарности

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00687), гранта президента РФ по поддержке молодых ученых кандидатов наук № МК-2669.2007.5, гранта PalSIRP Sepkoski Grants RUG1-1648-XX-06.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеенко Т. М., Красилов В. А. Строение эпидермиса и систематическое положение дубов с лопастными листьями из миоцена Приморья // Палеонтол. журн. 1980. № 3. С. 118—124.

Головнева Л. Б. Позднемеловая флора Сибири: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2004. 54 с.

Головнева Л. Б. Новый род платановых *Tasymia* (покрытосемянные растения) из турона Сибири // Палеонтол. журн. 2008. № 2. С. 86—95.

Горышина Т. К. Экология растений. М., 1979. 368 с.

Заленский В. Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений // Изв. Киевск. политехн. ин-та. Т. 4. 1904. 209 с.

Красилов В. А. Цагаянская флора Амурской области. М., 1976. 92 с.

Лотова Л. И. Морфология и анатомия высших растений. М., 2000. 528 с.

Маслова Н. П. Род *Platanus* L. (*Platanaceae* Dumortier) в палеоцене Камчатки // Палеонтол. журн. 1997. № 2. С. 88—93.

Маслова Н. П. Новое раннепалеогеновое растение семейства *Platanaceae* (по листьям и соцветиям) // Палеонтол. журн. 2002. № 2. С. 89—101.

Маслова Н. П., Волкова Л. Д., Горденко Н. В. Морфологическая изменчивость листьев *Platanus acerifolia* Willd. (*Platanaceae*) и подходы к определению меловых дисперсных листьев платанового облика // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 6. С. 825—839.

Маслова Н. П., Моисеева М. Г., Герман А. Б., Квачек И. Существовали ли платановые в меловом периоде? // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 98—110.

Маслова Н. П., Кодрул Т. М. *Archaranthus* gen. nov. новый род платановых из маастрихт—палеоценовых отложений Амурской области // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 92—100.

Маслова Н. П., Кодрул Т. М., Теклева М. В. Новое тычиночное соцветие *Bogutchanthus* gen. nov. (*Hamamelidales*) из палеоценовых отложений Амурской области, Россия // Палеонтол. журн. 2007. № 5. С. 89—103.

Шенников А. П. Экология растений. М., 1950. 375 с.

Baas P. Comparative anatomy of *Platanus kerrii* Gagnep. // Bot. J. Linn. Soc. 1969. Vol. 62. P. 413—421.

Brett D. W. Ontogeny and classification of the stomatal complex of *Platanus* L. // Ann. Bot. 1979. Vol. 44. P. 249—251.

Carpenter R. J., Hill R. S., Jordan G. J. Leaf cuticular morphology links *Platanaceae* and *Proteaceae* // Int. J. Plant Sci. 2005. Vol. 166. N 5. P. 843—855.

Fryns-Claessens E., Van Cotthem W. A new classification of the ontogenetic types of stomata // Bot. Rev. 1973. Vol. 39. P. 71—138.

Golovneva L. B. Evolution of the Cretaceous platanoid plants of Sibiria based on leaf morphology and cuticular patterns // Abstr. 16 Int. Symp. «Biodiversity and evolutionary biology». Frankfurt am Main, 2003. P. 36.

Golovneva L. B. Cuticular features of fossil *Platanaceae* and their taxonomical importance // XVII Int. Bot. Congr. Abstr. Vienna, 2005. P. 185.

Hably L. Platanus neptunii (Ett.) Büžek, Holy et Kvaček in the Hungarian Oligocene // Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 1980. T. 26. N 3—4. P. 299—316.

Kodrul T. M., Maslova N. P. A new species of the genus *Platimeliphyllum* N. Maslova from the Paleocene of the Amur Region, Russia // Paleontol. J. 2007. Vol. 41. N 11. P. 1108—1117.

Krassilov V. A. Cuticular structure of Cretaceous angiosperms from the Far East of the USSR // Palaeontographica. Abt. B. Bd 142. Liefg. 4—6. 1973. S. 105—116.

Krassilov V. A., Shilin P. V. New platanoid staminate heads from the Mid—Cretaceous of Kazakhstan // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. Vol. 85. P. 207—211.

Kvaček Z., Manchester S. R., Guo Shuang-xing. Trifoliolate leaves of *Platanus bella* (Heer) comb. n. from the Paleocene of North America, Greenland, and Asia and their relationships among extinct and extant *Platanaceae* // Int. J. Plant. Sci. 2001. Vol. 162. N 2. P. 441—458.

Kvaček Z., Manchester S. R. Vegetative and reproductive structures of the extinct *Platanus neptuni* from the Tertiary of Europe and relationships within the *Platanaceae* // Plant Syst. Evol. 2004. Vol. 244. P. 1—29.

Maslova N. P. Extinct and extant *Platanaceae* and *Hamamelidaceae*: morphology, systematics, and phylogeny // Paleontol. J. 2003. N 5. Suppl. P. 467—589.

Maslova N. P. Isomorphic polymorphism in the *Platanaceae* and *Altingioideae* and the problem of their relationship // Paleontol. J. 2007. Vol. 41. N 11. P. 1118—1137.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1950. Vol. 1. 724 p.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. 2 nd ed. Oxford, 1979. Vol. 1. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject. 812 p.

Nixon K. C., Poole J. M. Revision on the Mexican and Guatemalan species of *Platanus* (*Platanaceae*) // Lundellia. 2003. N 6. P. 103—137.

Rüffle L. Merkmalskomplexe bei alteren Angiospermen—Bluttern und die Kutikula von Credneria Zenker (*Menispermaceae*) // Palaeontographica. Abt. B. Bd 123. Liefg. 1—6. 1968. S. 123—145.

Upchurch G. R. Cuticle evolution in Early Cretaceous angiosperms from the Potomac Group of Virginia and Maryland // Ann. Mo. Bot. Gard. 1984. Vol. 71. P. 522—550.

Van Horne J., Dilcher D. L. Foliar morphology of *Platanus* // Proc. Indiana Acad. Sci. Abstract. 1975. Vol. 84. P. 69—70.

SUMMARY

A variability is revealed in cuticular and epidermal traits of leaved of a recent species *Platanus acerifolia* Willd., depending on their position on a tree crown. Along with acknowledgement of the concepts of difference of epidermis traits in sum shade leaves (Zalensky's law), the correlation of some epidermis traits with a leaf blade shape is revealed in *P. acerifolia*.

УДК 581.55

© В. Х. Лебедева, М. Ю. Тиходеева, В. С. Ипатов

ВЛИЯНИЕ ДЕРЕВЬЕВ НА НАПОЧВЕННЫЙ ПОКРОВ В ОСИННИКЕ ЧЕРНИЧНОМ

V. Ch. LEBEDEVA, M. Yu. TIKHODEYEVA, V. S. IPATOV.

THE EFFECT OF THE TREE LAYER ON THE SOIL COVER IN THE BILBERRY ASPEN FOREST

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел. (812) 3281472
E-mail: vsipatov@mail.ru
Поступила 14.11.2007

Проведена оценка воздействия деревьев разных пород на виды напочвенного покрова в осиннике черничном (о-в Коневец, Ленинградская обл.). С помощью показателя напряженности фитогенного поля, учитывающего параметры дерева, в том числе и его кроны, и расстояние до объекта воздействия, проведен сравнительный анализ воздействия осин, сосен, берез и елей на сквозистость, количество опада и виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов. С помощью дисперсионного анализа проведена сравнительная оценка воздействия напряженности фитогенных полей разных пород деревьев и факторов биотопа (сквозистости и опада) на суммарное покрытие трав, кустарничков и мхов.

Ключевые слова: древостой, фитогенное поле, осинник черничный.

Данная работа продолжает серию работ, целью которых является изучение взаимоотношений видов на разных стадиях автогенной сукцессии восстановления ельника чернично-зеленомошного. Ранее были исследованы ельник и сосняк чернично-зеленомошные, черничные березняки. В задачи работы входило исследование средообразующего влияния древостоя в целом и отдельно по породам на условия биотопа (освещенность, опад, микрорельеф) и на виды, произрастающие под его пологом. Также рассматриваются взаимоотношения между видами напочвенного покрова, их ценотические и биотопические приоритеты.

Осиновые леса имеют преимущественно вторичное происхождение, развиваясь на месте вырубленных или сгоревших еловых лесов, а в южных районах — хвойно-широколиственных и широколиственных лесов (Бибикова, 1998). В северных районах осинники обычно формируются вместо зеленомошных, черничных и кисличных ельников (Ниценко, 1972). Восстановление ельника через осину или березу чаще происходит на достаточно богатых суглинистых или глинистых почвах, тогда как на песчаных и супесчаных вероятнее прохождение этого процесса через сосну (Растительность.., 1980).

На северо-западе России распространены следующие типы осинников: мертвопокровные, зеленомошные (черничные, папоротниковые, плауновые), долгомошные (черничные и брусничные), травяные (вейниковые, кисличные, костяничные, снытевые, аконитовые, таволговые и др.) (Дегтева, 1998; Дегтева и др., 2001). В. И. Василевич (2000) выделяет циклы ассоциаций березняков, осинников и сероольшатников, сходных по экотопу и составу нижних ярусов: черничный, кисличный, лесновейниковый, олуговелый, неморальнотравный и влажнотравный. Осинники черничные по классификации А. А. Ниценко (1972) относятся к группе мезофильных осинников средних почв. Образуются они на месте черничных или кисличных хвойных лесов. Тип осинник черничный (Ипатов, 1960) распространен на ровных участка или пологих склонах с достаточным дренажом на среднеподзолистых, супесчаных и суглинистых почвах. В древостое, как правило, имеется примесь других пород (березы, ели, реже — сосны). Осина обычно имеет бонитет II, а ель — бонитет III. Осиновые леса имеют меньшую сомкнутость крон, чем ельники, поэтому под полог леса проникает больше света и тепла, атмосферные осадки задерживаются незначительно (10 %). Осиновый опад, богатый зольными элементами, особенно кальцием, калием и азотом, способствует увеличению плодородия почвы. Но поскольку общее количество опада велико (3—5 т/га) и в нем много кремния, он слеживается и медленно разлагается, что способствует образованию грубого гумуса и неблагоприятно сказывается на физико-химических свойствах почвы (Зонн, 1954; Банникова, 1967; Ниценко, 1972). Хотя по другим данным, осиновый опад обладает высокой степенью разложения, формирует подстилку с низкой кислотностью, которая разлагается уже к середине следующего лета, образуя при этом мягкий гумус и способствуя переходу к дерновому типу почв (Ипатов, 1960). Обогащению почвы гумусом способствует и большое количество разлагающихся корней осины и ее поросли. В травяно-кустарничковом ярусе (11—44 % покрытия) постоянными видами являются *Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt. В связи с обогащением почвы и осветлением подпологового пространства к чернике примешиваются более требовательные к почвам виды, такие как *Oxalis acetosella* L., *Rubus saxatilis* L., *Pyrola* spp., а также более светолюбивые виды — *Calamagrostis arundinaceae* (L.) Roth, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Fragaria vesca* L., *Melampyrum pratense* L., *Aegopodium podagraria* L., *Convallaria majalis* L., *Solidago virgaurea* L. (Ниценко, 1972). Моховой покров развит слабо, в основном на пнях и упавших стволах деревьев. Основными ассоциациями являются следующие: чернично-вейниковая, чернично-кисличная, чернично-костяничная, чернично-орляковая и чернично-брусничная (Ипатов, 1960).

Материалы и методы

Материал для работы был собран в осиннике черничном, распложенном на первой озерной террасе в юго-восточной части о-ва Коневец (Ладожское озеро, Ленинградская обл.). Поверхность террасы сложена песчано-валунными отложениями, на которых сформировались грубогумусовые песчаные почвы. Мощность подстилки A_0 — 1.8—2.5 см, состоит она из слаборазложившегося хвойного опада ели и сосны и лиственного опада осины. Нижний слой подстилки составляет треть всей толщи, представлен продуктами разложения опада и густо переплетен корнями. Горизонт A_1A_2 — свежий, темно-бурый почти черный, тонкозернистый, с большим количеством корней деревьев и трав, мощность его не превышает 6—7 см. Горизонт B — буро-коричневый с подпалинами и пятнами темно-охристого цвета, представлен среднезернистым песком, пронизан древесными корнями и на глубине 30—35 см переходит к материнской породе, представленной рыжим песком озерного происхождения.

В осиннике была заложена пробная площадь 20 × 20 м, на которой по координатной сетке отмечалось положение деревьев и подроста, определялись их высота, диаметр ствола, высота прикрепления кроны, вертикальная и горизонтальная проекция кроны. Описание напочвенного покрова проводилось на площадках 0.1 м^2 с указанием проективного покрытия видов, количества опада, процентного соотношения хвойного, осинового и березового опада, особенностей микрорельефа, таких как фон, пристволовые повышения деревьев, пни, край елового подроста, синузии ели. Также проводилось измерение сквозистости древесного полога с помощью сквозистомера (Ипатов, 1998). Значение средней сквозистости получалось из усреднения 5 боковых измерений под углом 45° и измерения в зените. Всего было описано 400 площадок.

Используя методы дисперсионного и корреляционного анализов, подсчитывались значения квадратов корреляционных отношений, коэффициентов корреляции Пирсона и оценивалось влияние напряженности фитогенного поля древостоя и факторов биотопа (опада и сквозистости) на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Расчет напряженности фитогенного поля древостоя (F) проводился при помощи специальной компьютерной программы с учетом морфометрических характеристик каждого дерева и расстояния до площадки по следующей формуле:

$$F = \sum^{n} \frac{dD(H-h)}{hL^2},$$

где d — диаметр ствола, D — диаметр кроны, H — высота дерева, h — высота прикрепления кроны, L — расстояние от ствола.

Наибольший вклад в значение напряженности вносили ближайшие к площадке деревья. Для различных градаций микрорельефа подсчитывалась достоверность различий средних проективных покрытий видов, опада и сквозистости.

Результаты и обсуждение

Древостой осинника имеет сложное строение. Первый ярус образуют мощные 26-метровые осины с крупными раскидистыми кронами (до 9 м в диам.) (табл. 1). Нижние скелетные ветви осин отходят под углом 40—45° от ствола на высоте 15 м и смыкаются в единый ажурный лиственный полог на высоте 18 м. Кроме осин в верхний полог древостоя входят сосны и березы, но доля их участия ниже, их кроны имеют угнетенный вид: они разрежены и асимметричны. Второй ярус образуют 10-метровые ели и в меньшей степени березы. Ели расположены по участку не равномерно, а сгруппированы в той части, где полог верхнего яруса сильно разрежен,

ТАБЛИЦА 1

Характеристика древостоя в осиннике черничном

Порода	Возраст, лет	Число особей, пл./га	Высота, средн. (макс.), м	Диаметр ствола, средн. (макс.), см	Диаметр кроны, м
Осина	70	9/225	26 (29)	32 (46)	6—9
Береза	70	3/75	21 (22)	19.5 (22)	3—6
»	35	6/150	14 (18)	10 (12)	1.5—3
Сосна	70	5/125	20 (21)	22.5 (25)	3—4.5
Ель	50	13/325	9 (12)	9 (11)	2—3.5
»	25	27/675	4 (6)	5 (6)	1.5—2.5

Примечание. пл./га — площадка/гектар.

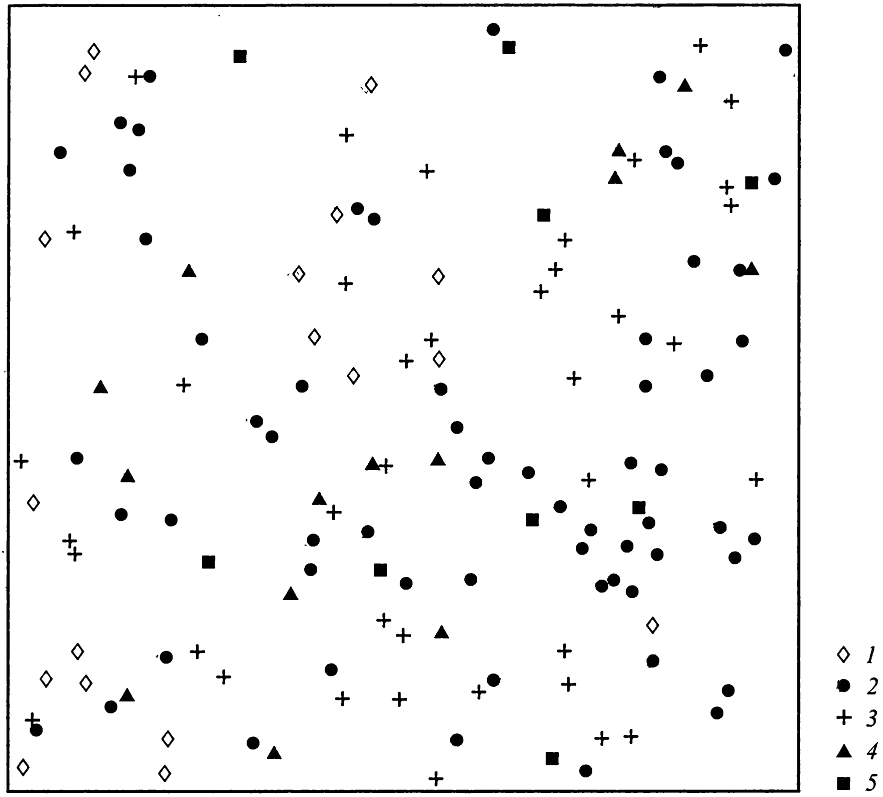


Рис. 1. Схема расположения деревьев и подроста в осиннике черничном.
1 — осина, *2* — ель, *3* — подрост ели, *4* — береза, *5* — сосна.

здесь они формируют самостоятельную синузию с большим количеством хвойного опада и низкой освещенностью (рис. 1). У елей в группах кроны относительно узкие и по большей части асимметричные, поднятые над землей на высоту от 1 до 2 м. Ели, произрастающие вне группы, имеют пышные раскидистые кроны с нижними ветвями, опущенными до земли. В подросте преобладает ель со средней плотностью 1 тыс./га, особи березы и рябины единичны.

В напочвенном покрове проективное покрытие трав и кустарничков невелико, мхов — и того меньше, зато много опада, в составе которого преобладает осиновый, хотя березового и хвойного тоже немало (табл. 2). В травяно-кустарничковом ярусе наиболее обильна *Vaccinium myrtillus*, менее значимы *Oxalis acetosella*, *Stellaria holostea* L., *Vaccinium vitis-idaea*, *Majanthemum bifolium*. На открытых освещенных прогалинах появляются опушечно-лесные виды, такие как *Viola canina* L., *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca*. В малообильном моховом покрове наиболее заметны *Brahythecium salebrosum* (Web. et Mohr.) B. S. G. и *Dicranum scoparium* Hedw. В целом надо отметить достаточно высокую степень гетерогенности растительности в осиннике, что связано с неравномерностью расположения деревьев — наличием просветов в осиновом пологе и концентраций елей в особой синузии.

Суммарное воздействие напряженности ***фитогенного поля древостоя*** в осиннике выражается в положительном влиянии на количество хвойного опада и отрицательного — на сквозистость, общее проективное покрытие и покрытие трав и ку-

ТАБЛИЦА 2

Средние значения сквозистости, опада и проективных покрытий видов в осиннике в целом и на разных типах микрорельефа

Тип микрорельефа	Весь участок		Фон		Пристволовое повышение сосны		Пристволовое повышение березы		Пристволовое повышение осины		Пень		Поваленный ствол березы		Еловый подрост		Еловая синузия	
Число площадок	400		130		9		16		27		19		43		75		60	
	M	встречаемость	*M*	*m*	*M*	*m*	*M*	*m*	*M*	*m*	*M*	*m*	*M*	*m*	*M*	*m*	*M*	*m*
Сквозистость в зените	**30**		**38**	1.4	**45**	3.9	**28**	3.4	**34**	2.8	**35**	4.5	**30**	2.3	**25↓**	1.6	**18↓**	1.3
Сквозистость средняя	**20**		**23**		**24**		**20**		**21**		**21**		**20**		**23**		**17**	
Опад	**94**		**96**	0.8	**99**	1.1	**93**	2.4	**92**	2.3	**83↓**	5.1	**85**	3.3	**97**	0.8	**98**	1.0
Опад хвойный	**33**	100	**29**	1.0	**36**	4.5	**26**	4.7	**24**	1.6	**29**	2.8	**32**	2.1	**36↑**	1.5	**45↑**	1.4
Опад березовый	**26**	99	**27**	1.0	**27**	3.8	**25**	3.5	**16↓**	1.2	**28**	2.3	**25**	1.7	**23**	1.4	**31**	1.5
Опад осиновый	**42**	96	**44**	1.7	**38**	7.6	**49**	6.9	**60↑**	1.7	**42**	3.9	**43**	3.2	**42**	2.5	**24↓**	2.5
Общее проективное покрытие	**36**	99	**50**	2.4	**32**	8.8	**42**	6.3	**33↓**	4.3	**52**	5.7	**43**	3.5	**19↓**	2.1	**15↓**	2.0
Травяно-кустарничковый ярус	**33**	98	**50**	2.4	**30**	9.2	**39**	6.8	**29↓**	4.4	**43**	5.9	**38**	3.6	**18↓**	2.1	**13↓**	1.9
Моховой ярус	**6**	57	**6**	0.9	**5**	2.6	**10**	3.1	**9**	2.4	**18↑**	4.3	**10**	2.1	**3↓**	0.5	**3↓**	0.7
Vaccinium myrtillus	**22**	**70**	**36**	2.5	**22**	9.2	**30**	6.4	**16↓**	3.4	**36**	5.7	**25**	3.7	**7↓**	1.4	**3↓**	1.4
V. vitis-idaea	**2**	25	**2**	0.4	**0.3**	0.17	**4**	2.1	**0.5↓**	0.26	**3**	1.3	**2**	0.6	**1↓**	0.4	**0.3↓**	0.14
Linnaea borealis	**0.1**	3	**0.3**	0.17					**0.1**	0.05	**0.3**	0.27	**0.2**	0.12				
Trientalis europaea	**1**	18	**1**	0.3			**0.4**	0.31	**0.5**	0.26	**1**	0.4	**0.4**	0.20	**0.4**	0.10	**0.1↓**	0.03
Melampyrum pratense	**0.1**	3	**0.2**	0.07					**0.2**	0.19								
Luzula pilosa	**0.1**	2	**0.1**	0.06														
Majanthemum bifolium	**2**	39	**3**	0.5	**2↓**	0.8	**3**	1.4	**2**	1	**1↓**	0.4	**2**	0.4	**1↓**	0.2	**1↓**	0.2
Oxalis acetosella	**8**	81	**9**	1	**7**	3.1	**6**	2.9	**6**	2	**6**	1.6	**9**	1.6	**7**	1	**8**	1.3
Stellaria holostea	**3**	33	**6**	1	**1↓**	0.6	**1↓**	0.5	**5**	2	**2↓**	1.1	**4**	1.3	**2↓**	1	**1↓**	0.3

Melica nutans	**0.04**	1	**0.1**	0.1							**0.1**	0.05						
Rubus saxatilis	**1**	5	**3**	0.9	**2**	2.2			**1**	1					**0.3**	0.27		
Viola canina	**0.01**	1	**0.02**	0.01														
Fragaria vesca	**0.02**	1	**0.05**	0.04														
Pleurozium schreberi	**1**	5	**0.4**	0.1							**1**	0.8	**3↑***	1.8				
Dicranum polysetum	**0.03**	1											**0.2↑***	0.23				
Dicranum scoparium	**1**	18	**1**	0.3	**2**	1.2	**5↑**	1.7	**1**	0.8	**3↑**	0.9	**1**	0.4			**1**	0.2
Hylocomium splendens	**1**	7	**0.3**	0.2			**3**	3.1	**4↑***	2.0	**6↑**	2.7	**0.5**	0.28				
Brachythecium salebrosum	**2**	23	**3**	0.4	**3**	2.2	**1↓**	0.4	**1↓**	0.4	**1↓**	0.6	**3**	0.8	**0.4↓**	0.21	**0.3↓**	0.26
B. velutinum	**0.04**	1					**0.1**	0.06			**0.8**	0.79						
Rhodobryum roseum	**0.3**	4	**1**	0.2									**0.1**	0.12			**0.1**	0.08
Plagiomnium cuspidatum	**0.1**	1	**0.01**	0.01			**0.3**	0.31	**1**	0.4								
Plagiothecium cavifolium	**0.4**	7	**0.04**	0.04			**2↑**	0.7	**0.2**	0.19	**0.1**	0.07	**0.5**	0.28	**1**	0.3	**0.5**	0.34
P. laetum	**0.4**	6	**0.05**	0.04			**0.1**	0.06	**1**	0.8	**2**	1.8	**0.2**	0.16	**1**	0.3	**0.3**	0.19
Tetraphis pellucida	**0.1**	2					**0.1**	0.09			**1**	1.1	**0.1**	0.12	**0.3**	0.21	**0.1**	0.03
Sanionia uncinata	**0.2**	5	**0.1**	0.07					**1**	0.4	**1**	0.6	**0.4**	0.26	**0.1**	0.07		
Lophocolea heterophilla	**0.4**	8	**0.1**	0.07			**0.1**	0.06	**0.2**	0.19	**1**	0.5	**1↑**	0.26	**0.1**	0.09	**1↑**	0.4

Примечание. *М* — среднее, *m* — ошибка среднего. Стрелками отмечены значения, достоверно отличающиеся от фона (на уровне значимости 0.95; со звездочкой — 0.90), направление стрелки указывает увеличение или уменьшение среднего по отношению к фону.

ТАБЛИЦА 3

Влияние напряженности фитогенного поля древостоя и факторов биотопа в осиннике черничном

	F древостоя	F елей	F сосен	F берез	F осин
	η^2	η^2	η^2	η^2	η^2
Fдревостоя					
Сквозистость в зените	**(–)0.17**	**(–)0.28**	(–)0.07	(–)0.10	0.11
Сквозистость боковая	(–)0.14	(–)0.20	(–)0.09	**(–)0.15***	(–)0.13
Сквозистость средняя	**(–)0.14***	**(–)0.23**	(–)0.08	(–)0.12	(–)0.10
Опад	(+)0.07	(+)0.13	0.03	0.13	(–)0.13
Опад хвойный	**(+)0.16**	**(+)0.31**	0.09	**(–)0.18**	(–)0.10
Опад березовый	**0.14***	0.19	**(–)0.12**	**(–+)0.16**	**(–)0.22**
Опад осиновый	(–)0.13	**(–)0.22***	**0.13**	**(+)0.21**	**(+)0.21**
Общее ПП	**(–)0.18**	**(–)0.37**	**(–)0.14**	0.08	(–)0.14
Травы и кустарнички	**(–)0.17**	**(–)0.35**	**(–)0.14**	0.08	**(–)0.18**
Мхи	(–)0.09	(–)0.14	(–)0.02	**(+)0.17**	(+)0.10
Vaccinium myrtillus	**(–)0.18**	**(–)0.33**	**(–)0.11***	(–)0.05	**(–)0.17**
V. vitis-idaea	(–)0.11	(–)0.11	(–)0.06	**(+)0.32**	(–)0.08
Linnaea borealis	(–)0.01	(–)0.02	(–)0.01	0.01	0.01
Trientalis europaea	(–)0.04	(–)0.08	(–)0.02	(–)0.03	0.03
Melampyrum pratense	0.03	(–)0.03	0.02	0.02	0.08
Luzula pilosa	(–)0.02	0.04	0.03	0.02	0.03
Majanthemum bifolium	(–)0.08	(–)0.09	(–)0.03	**(–)0.17**	**(–+)0.14***
Oxalis acetosella	(+–)0.08	(+–)0.16	(+–)0.05	**(+)0.15***	0.09
Stellaria holostea	(–)0.09	(–)0.12	(–)0.08	(–)0.10	0.14
Melica nutans	(–)0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
Rubus saxatilis	(–)0.03	(–)0.09	0.06	(–)0.05	(–)0.06
Viola canina	0.03	0.01	0.02	0.02	0.09
Fragaria vesca	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01
Pleurozium schreberi	(–)0.03	(–)0.06	(–)0.01	(–)0.01	(–)0.02
Dicranum scoparium	(+)0.11	(–)0.08	(–)0.03	**(+)0.31**	0.06
Hylocomium splendens	0.13	(–)0.03	(–)0.01	**(+)0.79**	**(+)0.37**
Brachythecium salebrosum	(–)0.06	(–)0.11	(–+)0.02	(–)0.03	0.05
Rhodobryum roseum	(–)0.02	(–)0.08	0.02	(–)0.02	(–)0.02
Plagiomnium cuspidatum	0.07	0.01	0.01	**(+)0.31**	**(+)0.26**
Plagiothecium cavifolium	**(+)0.20**	**(+)0.30**	0.01	(+)0.06	(+)0.12
P. laetum	0.06	0.06	0.01	0.01	**(+)0.43**
Tetraphis pellucida	0.01	0.08	0.04	**(+)0.50**	0.09
Sanionia uncinata	0.04	0.09	0.04	0.04	**(+)0.16**
Lophocolea heterophilla	(+)0.13	**(+)0.56**	0.02	(+)0.03	0.03
Сумма ПП трав и кустарничков	**(–)0.18**	**(–)0.28**	(–)0.09	0.07	**(–)0.15***
Сумма ПП мхов	(–)0.08	(–)0.09	(–)0.02	**(+)0.34**	**(+)0.19**
Сумма ПП всех видов	**(–)0.17**	**(–)0.26**	(–)0.09	0.09	**0.15**
Сумма факторов	**0.48**	**0.23**	0.10	**0.16**	**0.16**

старничков и отдельно на *Vaccinium myrtillus* (табл. 3; рис. 2). Это воздействие складывается из часто разнонаправленного влияния разных пород деревьев.

Напряженность ***фитогенного поля елей*** позитивно влияет на количество хвойного опада и некоторые мхи (*Plagiothecium cavifolium* (Brid.) Ivats., *Lophocolea heterophilla* (Schrad.) Dum.) и негативно — на сквозистость, общее проективное по-

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

	Сквозистость в зените	Сквозистость средняя	Опад хвойный	Опад березовый	Опад осиновый
	η^2	η^2	η^2	η^2	η^2
Fдревостоя	**(–)0.08**	**(–)0.12**	**(+)0.07**	**(–)0.08**	(–)0.03
Сквозистость в зените		**(+)0.83**	**(–)0.07**	**(–+)0.09**	**(+)0.07**
Сквозистость боковая	**(+)0.36**	**(+)0.94**	**0.08**	**0.05**	**0.13**
Сквозистость средняя	**(+)0.66**		**(–)0.08**	**0.07**	**(+–)0.11**
Опад	0.03	0.07	0.02	**(–)0.05**	**0.06**
Опад хвойный	**(–)0.16**	**(–)0.26**		**(+)0.26**	**(–)0.78**
Опад березовый	**(+)0.14**	**(–+)0.18**	**(+)0.28**		**(–)0.71**
Опад осиновый	**(+–)0.18**	**(+)0.25**	**(–)0.78**	**(–)0.69**	
Общее ПП	**(+)0.33**	**(+)0.46**	**(–)0.08**	**0.05***	**(+)0.05***
Травы и кустарнички	**(+)0.34**	**(+)0.48**	**(–)0.09**	**0.06**	**(+)0.07**
Мхи	**(+)0.05**	**(+)0.10**	0.02	(+)0.03	0.03
Vaccinium myrtillus	**(+)0.31**	**(+)0.45**	**(–)0.09**	(–+)0.04	**(+)0.05***
V. vitis-idaea	**(+)0.08**	**(+)0.10**	(–)0.04	**(+)0.05***	0.03
Linnaea borealis	**(+)0.11**	**(+)0.14**	0.01	0.00	0.01
Trientalis europaea	**(+)0.24**	**(+)0.25**	0.02	0.02	0.02
Melampyrum pratense	**(+)0.08**	**(+)0.34**	0.01	0.01	0.04
Luzula pilosa	**(+)0.06**	**(+)0.15**	0.01	0.02	0.02
Majanthemum bifolium	**(+)0.13**	**(+)0.25**	(–)0.03	0.02	0.03
Oxalis acetosella	**(+)0.05***	**(+)0.11**	(+–)0.03	(+–)0.04	(–)0.03
Stellaria holostea	**(+)0.09**	**(+)0.14**	**(–)0.05**	**(–)0.07**	**(+–)0.08**
Melica nutans	0.02	**(+)0.11**	0.01	0.01	0.03
Rubus saxatilis	**(+)0.10**	**(+)0.42**	**0.06**	0.02	0.04
Viola canina	(+)0.04	**(+)0.13**	0.01	0.01	0.02
Fragaria vesca	**(+–)0.07**	**(+)0.11**	0.01	0.00	0.02
Pleurozium schreberi	0.04	**(+)0.09**	0.01	(+)0.02	(+)0.03
Dicranum scoparium	(+)0.02	(+)0.07	**0.05**	**(+)0.07**	**(–+)0.12**
Hylocomium splendens	**(+)0.04***	**(+)0.12**	(–)0.03	(–)0.01	(+–)0.02
Brachythecium salebrosum	**(+)0.08**	**(+)0.14**	0.02	**(+)0.07**	(–)0.03
Rhodobryum roseum	**(+)0.07**	**(+)0.15**	0.04	(+)0.01	(–)0.02
Plagiomnium cuspidatum	0.03	0.04	(–)0.04	0.01	0.03
Plagiothecium cavifolium	(–)0.04	(–)0.07	0.03	0.02	(–)0.03
P. laetum	(–)0.02	**(–)0.10**	0.01	0.02	(–)0.02
Tetraphis pellucida	0.02	0.05	0.02	0.02	0.01
Sanionia uncinata	0.02	0.06	0.02	(–)0.04	**(+)0.06**
Lophocolea heterophilla	0.02	0.05	**(+)0.04**	**(–+)0.05***	**(–)0.07**
Сумма ПП трав и кустарничков	**(+)0.25**	**(+)0.38**	**(–)0.08**	0.04	(+)0.05
Сумма ПП мхов	0.04	**0.10**	0.02	(+)0.03	0.04
Сумма ПП всех видов	**(+)0.23**	**(+)0.35**	**0.07**	0.04	0.05
Сумма факторов	**0.17**	**0.36**	**0.39**	**0.36**	**0.34**

Примечание. Влияющий фактор расположен в верхней строке; вид или фактор, на который влияют — в левом столбце; значения квадратов корреляционных отношений (η^2), достоверные на уровне значимости 0.95, выделены жирным шрифтом; достоверные на уровне 0.90 — жирным со звездочкой, знак связи (в скобках) устанавливался по знаку достоверного коэффициента корреляции Пирсона (уровень значимости 0.95) и по характеру наклона эмпирической регрессии; F — напряженность фитогенного поля; ПП — проективное покрытие.

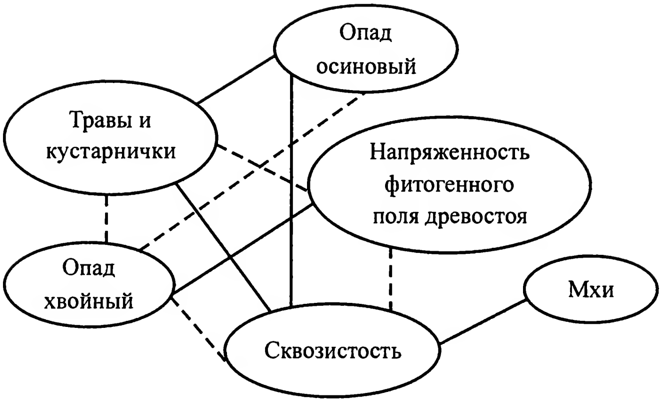


Рис. 2. Схема связей в осиннике черничном.

Здесь и на рис. 7: сплошная черта — положительные связи, пунктирная черта — отрицательные связи.

крытие, покрытие трав и кустарничков, *Vaccinium myrtillus* (табл. 2, 3). Отрицательное влияние на мхи, *Vaccinium vitis-idaea*, *Trientalis europaea* L., *Majanthemum bifolium*, *Stellaria holostea*, *Brahythecium salebrosum* обнаруживается только по линиям регрессии, коэффициентам корреляции и средним (табл. 2, 3; рис. 3). Поскольку большинство видов положительно связаны со сквозистостью и отрицательно — с хвойным опадом, положение под елями неблагоприятно для них за счет затенения и образования достаточно большого количества этого самого хвойного опада. Усугубляет ситуацию и тот факт, что ели образуют синузию, где происходит усиление их воздействия. Хотя кроны елей в синузии расположены достаточно высоко над землей, здесь не проявляется положительный эффект влияния пристволовых повышений елей на некоторые виды трав и кустарничков (*Oxalis acetosella*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis* L.), показанный ранее в ельнике (Лебедева и др., 2005). Это связано с молодостью елей, неразвитостью пристволовых повышений и высокой плотностью деревьев. Негативное воздействие оказывает как снижение освещенности, так и агрессивный характер стволовых и подкроновых вод, отличающихся высокой кислотностью (Никонов и др., 2002). Как показано ра-

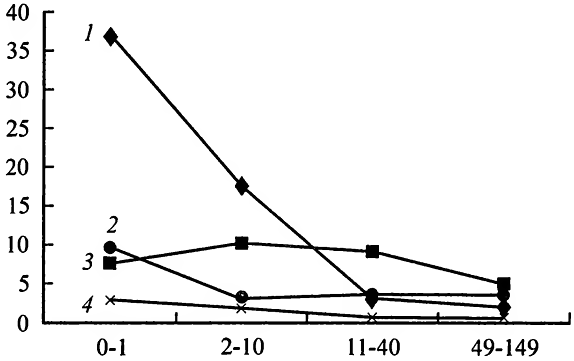


Рис. 3. Влияние напряженности фитогенных полей елей на проективное покрытие видов в осиннике черничном.

1 — *Vaccinium myrtillus*, *2* — мхи, *3* — *Oxalis acetosella*, *4* — *Majanthemum bifolium*. По оси абсцисс — напряженность фитогенного поля елей, у. е.; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

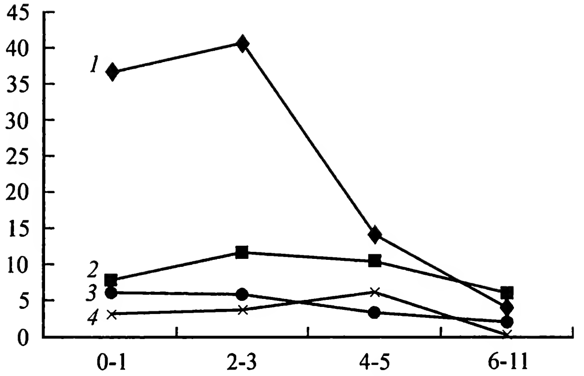


Рис. 4. Влияние напряженности фитогенного поля сосен в осиннике черничном.

1 — *Vaccinium myrtillus*, *2* — *Oxalis acetosella*, *3* — мхи, *4* — *Majanthemum bifolium*. По оси абсцисс — напряженность фитогенного поля сосен, у. е.; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

нее, в еловой парцелле по сравнению с окнами создаются особые природные условия: снижение освещенности в 5—6 раз, температуры воздуха на 0.5—1.5°, количества проникающих осадков, талой воды, влажности почвы и, с другой стороны, увеличение количества опада из хвои и шишек и влажности воздуха. Поэтому в еловых парцеллах снижается число и обилие видов растений, почвенных беспозвоночных и позвоночных животных (Дылис и др., 1964). Есть и исключения из этого правила. Так, *Oxalis acetosella* одинаково обильна и на фоне, и в еловой синузии (табл. 2), дольше других видов удерживается под пологом елей, что объясняется ее теневыносливостью и пластичностью (Полякова и др., 1981; Шорина, 1983). Это еще раз подтверждает патиентность этого вида, показанную ранее в березняках (Лебедева и др., 2007). Кроме того, повышенное обилие *Plagiothecium cavifolium* и *Lophocolea heterophilla* — мхов, приуроченных к пристволовым повышениям, валежу и пням (Абрамов, Волкова, 1998; Шляков, 1982), — связано с тем, что в еловой синузии было отмечено большое количество мертвых и упавших стволов берез — следов былого господства здесь березовой синузии. Важно, что характер и знак связей напряженности фитогенного поля древостоя и напряженности фитогенного поля елей (со сквозистостью, хвойным опадом, общим проективным покрытием видов, покрытием трав и кустарничков) совпадают, что говорит о том, что основное влияние в осиннике оказывают ели второго яруса (табл. 3).

В отличие от елей сосны оказывают более слабое воздействие. Так, показано, отрицательное (по линиям регрессии), но недостоверное влияние напряженности ***фитогенного поля сосен*** на сквозистость, что связано с прозрачностью и высоким расположением их крон. Несмотря на это, под кронами сосен все же происходит снижение общего проективного покрытия, покрытия трав и кустарничков, *Vaccinium myrtillus*, *Majanthemum bifolium*, *Stellaria holostea* (табл. 2, 3; рис. 4). Очевидно, сказывается затенение и увеличение количества хвойного опада, хотя и не подтвержденные достоверными данными. Другие авторы также показывают более слабое влияние фитогенных полей сосен по сравнению с елями за счет высоты и ажурности крон, глубоко залегающих корней и быстрой минерализации опада (Никонов и др., 2002; Разнообразие почв.., 2006).

Влияние напряженности ***фитогенного поля осин*** неоднозначно. Показано ее положительное влияние на количество осинового опада, сквозистость, мхи и отрицательное — на количество хвойного и березового опада, покрытие трав и кустар-

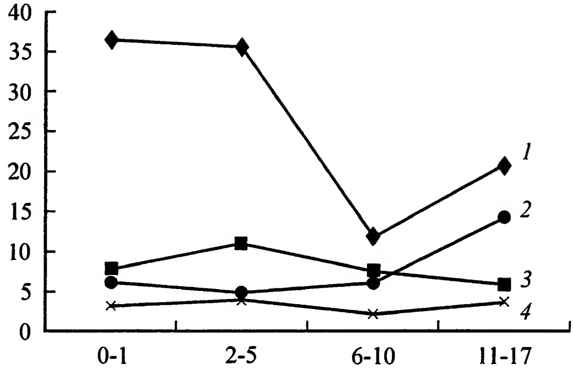


Рис. 5. Влияние напряженности фитогенного поля осин в осиннике черничном.

1 — *Vaccinium myrtillus*, *2* — мхи, *3* — *Oxalis acetosella*, *4* — *Majanthemum bifolium*. По оси абсцисс — напряженность фитогенного поля осин, у. е.; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

ничков (табл. 2, 3). С одной стороны, осиновый опад, богатый зольными элементами, обогащает почву, поэтому травы и кустарнички в целом и *Vaccinium myrtillus* в том числе положительно связаны с количеством осинового опада. С другой стороны, его слеживаемость, а также затенение кронами осин обусловливает отрицательное влияние осин на покрытие трав и кустарничков и отдельных видов мхов: под кронами осин снижают покрытие *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Brahythecium salebrosum* (табл. 2; рис. 5). Ряд мхов показывает другую зависимость: напряженность фитогенного поля осин положительно влияет на *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T. Kop., *Plagiothecium laetum* B. S. G., *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, которые прекрасно чувствуют себя на приствoловых повышениях осин и в нижних частях стволов (табл. 2, 3; рис. 5), что неудивительно, поскольку осина за счет высокой влагоемкости коры и наличия глубоких трещин занимает первое место по количеству эпифитов (Дегтева и др., 2001). Таким образом, мощные, но ажурные и высокорасположенные кроны осин в целом оказывают неблагоприятное воздействие на травы и кустарнички за счет затенения и образования плотного слоя опада, приствoловые же повышения, свободные от него, благоприятны для ряда видов мхов.

Влияние напряженности ***фитогенного поля берез*** несколько отлично. Березы с их прозрачными асимметричными кронами слабо затеняют напочвенный покров (достоверно только для боковой сквозистости), отрицательно влияют на количество хвойного и положительно — на количество лиственного опада (табл. 3). Достоверное негативное влияние показано только для *Majanthemum bifolium*, хотя линии регрессии и средние говорят о большем числе таких влияний — на *Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europaea*, *Stellaria holostea*, *Rubus saxatilis*, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Brahythecium salebrosum* (табл. 2; рис. 6). Зато некоторые виды трав, кустарничков и мхов, таких как *Vaccinium vitis-idaea*, *Oxalis acetosella*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Tetraphis pellucida* Hedw., показывают максимальные значения положительной связи с березами (табл. 2, 3; рис. 6). Очевидно, выраженные приствoловые повышения берез благоприятны для этих видов наличием мощной подстилки, хорошего дренажа и тем, что там нет чрезмерного скопления опада.

Используя методы дисперсионного анализа (Ипатов, Кирикова, 1977), мы провели сравнение силы влияния напряженности фитогенных полей деревьев и

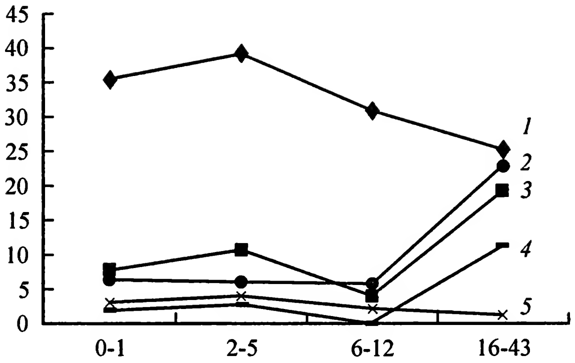


Рис. 6. Влияние напряженности фитогенного поля берез в осиннике черничном.
1 — *Vaccinium myrtillus*, 2 — мхи, 3 — *Oxalis acetosella*, 4 — *Vaccinium vitis-idaea*, 5 — *Majanthemum bifolium*. По оси абсцисс — напряженность фитогенного поля берез, у. е.; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

факторов биотопа (сквозистости и опада) на суммарное покрытие видов (табл. 3). Расчет производился через суммирование факториальных варьирований сквозистости, опада или каждого вида и отношения к общему варьированию. Анализ показал, что наибольшее влияние на обилие видов и факторы биотопа оказывают ели, а минимальное — сосны. Березы и осины близки по силе воздействия и занимают промежуточное положение. Наибольшее влияние на мхи оказывают березы, но, учитывая негативное влияние осин на травы и кустарнички, мы все же построим следующий ряд уменьшения эдификаторной силы древесных пород: ель—осина—береза—сосна (рис. 7). При сравнении этого ряда с рядом снижения светолюбия деревьев сосна—береза—осина—ель (Ипатов, 1960) можно заметить их зеркальность. И это понятно, поскольку чем более светолюбиво дерево, тем прозрачнее его крона, тем больше света и осадков проникает под полог и тем меньше его эдификаторная сила. А. А. Ниценко (1972) приводит следующий ряд пород деревьев, в котором происходит увеличение богатства почвы и усиление ее микробиологической активности: береза—осина—ольха серая, подчеркивая, что средообразующая роль осины больше таковой березы. Другие авторы при изучении эдификаторной силы деревьев в чистых древостоях получили несколько другие закономерности (ряд уменьшения эдификаторной силы: ель—сосна—ольха черная—береза), что связано, очевидно, с иной ценотической обстановкой (Котов, 1983).

Таким образом, наиболее сильное воздействие в осиннике оказывают ели второго яруса за счет сильного затенения и образования большого количества хвойного опада. Березы и осины формируют менее сильное фитогенное поле из-за слабого затенения, хотя в целом влияние лиственного опада положительно (если он не слишком плотен). Кроме того, пристволовые повышения берез и осин благоприятны для отдельных видов трав и кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea*, *Oxalis acetosella*) и особенно мхов (*Dicranum scoparium*, *Hylocomium spendens*, *Plagiomnium cuspidatum* и др.).

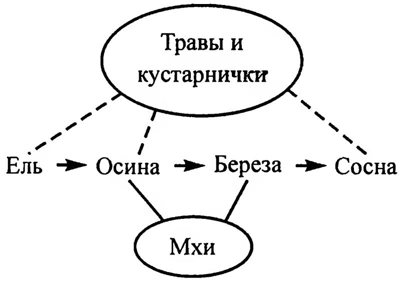


Рис. 7. Ряд уменьшения эдификаторной силы деревьев и схема связей в осиннике черничном.

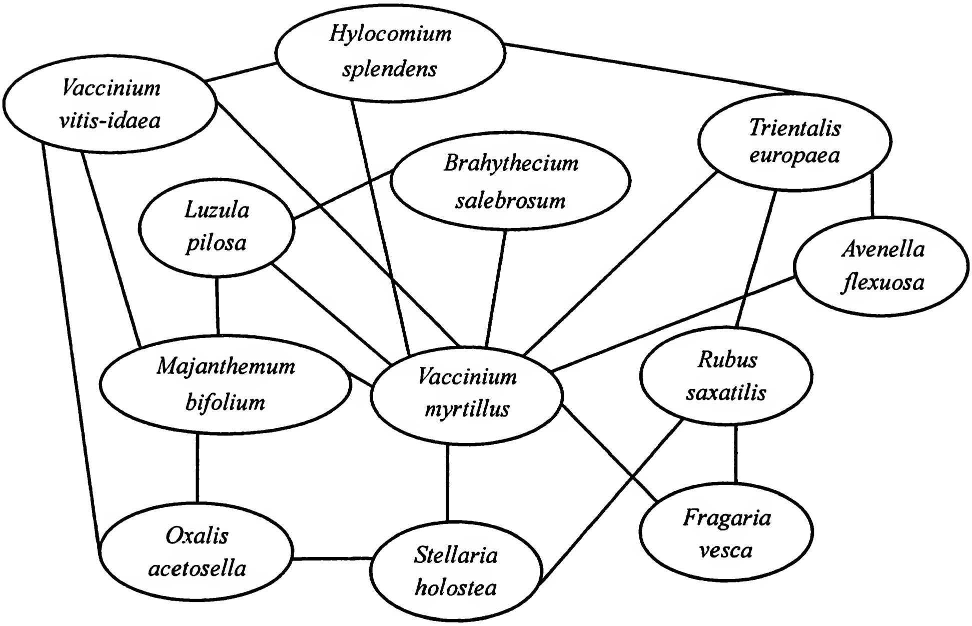


Рис. 8. Схема положительных корреляционных связей в осиннике черничном.

Сравнивая влияние факторов среды, формируемых древостоем, на виды напочвенного покрова в осиннике, можно отметить, что наибольшая роль принадлежит сквозистости, а не опаду (табл. 3). Особенно значима средняя сквозистость, поскольку она отражает и световой поток, и температуру под пологом леса, тогда как сквозистость в зените в большей степени определяет количество осадков (Ипатов, 1998). Можно построить следующий ряд уменьшения силы влияния факторов биотопа: сквозистость средняя → сквозистость в зените → опад хвойный → опад лиственный.

Большинство трав, кустарничков и мхов в осиннике солидарны в своем стремлении к свету: положительно связаны со сквозистостью и предпочитают открытые участки с наибольшей освещенностью (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Melampyrum pratense*, *Oxalis acetosella*, *Stellaria holostea*, *Rubus saxatilis*, *Hylocomium splendes*, *Brahythecium salebrosum*, *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr. и др.) (табл. 3). Виды положительно связаны друг с другом, образуя сложнопереплетенный комплекс (рис. 8). Отрицательные связи единичны, группы видов здесь не выделяются. Даже *Vaccinium myrtillus* достоверно положительно влияет на целый ряд растущих с ней видов: на *Trientalis europaea* (сила влияния $\eta^2 = 0.29$), *Luzula pilosa* (0.29), *Oxalis acetosella* (0.23), *Viola canina* (0.22), *Pleurozium schreberi* (0.23), *Brahythecium salebrosum* (0.29) (рис. 9). Возможно, это связано с низким обилием *V. myrtillus*, поскольку при большем обилии в березняках и сосняке ее негативное влияние на сопутствующие виды было очевидно (Лебедева и др., 2007). Также это может быть связано с преобладающим влиянием древостоя по сравнению с внутриценотическими отношениями между видами напочвенного покрова, поскольку большинство видов предпочитает открытые освещенные участки, а положение под елями, особенно там, где они формируют синузию, неблагоприятно для большинства трав, кустарничков и мхов. Что касается мхов,

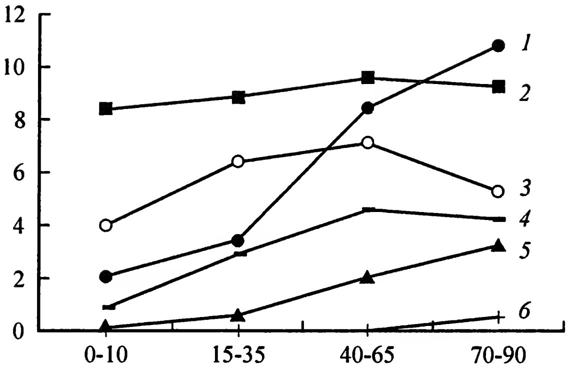


Рис. 9. Влияние *Vaccinium myrtillus* на проективное покрытие видов в осиннике черничном.

1 — мхи, 2 — *Oxalis acetosella*, 3 — *Stellaria holostea*, 4 — *Rubus saxatilis*, 5 — *Trientalis europaea*, 6 — *Luzula pilosa*. По оси абсцисс — проективное покрытие *Vaccinium myrtillus*, %; по оси ординат — проективное покрытие видов, %.

то все они «цепляются» за любые повышения, выступающие над «морем» слишком обильного для них опада. Так, больше всего *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum* на поваленных стволах берез, а *Disranum scoparium*, *Hylocomium splendens* — на пнях, пристволовых повышениях берез и осин (табл. 2).

Выводы

1. В целом в осиннике ярко проявляется стремление видов к открытым освещенным участкам с большим количеством лиственного (осинового и березового) опада и отсутствием хвойного.

2. Несмотря на то что в первом ярусе древостоя преобладают осины, наиболее сильное, преимущественно негативное, воздействие на виды напочвенного покрова оказывают ели второго яруса в связи с сильным затенением почвы и образованием большого количества хвойного опада. Березы и осины, образующие ажурный разреженный и высоко поднятый полог, формируют менее сильное фитогенное поле, их пристволовые повышения благоприятны для ряда видов мхов.

3. На основании полученных данных в изученном осиннике черничном можно построить следующий ряд уменьшения фитоценотической силы деревьев: ель—осина—береза—сосна.

Очевидно, что формирование мозаики напочвенного покрова происходит главным образом под влиянием древостоя через изменение освещенности, образование опада, создание определенных форм микрорельефа. Наиболее значимым фактором является снижение освещенности за счет уменьшения сквозистости древесного полога. При этом средообразующая роль древостоя превалирует над взаимоотношениями между видами напочвенного покрова.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48549).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Р. Н., Волкова Л. Н. Определитель листостебельных мхов Карелии // Бриологический журн. 1998. Т. 7. № 1. 390 с.

Банникова И. А. Влияние древесной и кустарниковой растительности на развитие нижних ярусов лесных биогеоценозов. М., 1967. 103 с.

Бибикова Т. В. Классификация осиновых лесов северо-запада России // Бот. журн. 1998. Т. 83. С. 48—57.

Василевич В. И. Мелколиственные леса северо-запада европейской части России: циклы растительных ассоциаций // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 2. С. 46—53.

Дегтева С. В. Биологическое разнообразие растительного мира среднетаежных осинников республики Коми // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI вв.: Тез. докл. II(X) съезда РБО. 1998. Т. 1. С. 240—241.

Дегтева С. В., Железнова Г. В., Пыстина Т. Н., Шубина Т. П. Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб., 2001. 134 с.

Дылис Н. В., Уткин А. И., Успенская И. М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов // Бюл. МОИП. Отд. Биологии. 1964. Т. 64. № 4. С. 65—72.

Зонн С. В. Влияние леса на почву. М., 1954. 160 с.

Ипатов В. С. Осиновые леса Ленинградского экономического района: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1960. 38 с.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Применение дисперсионного анализа при исследовании связи растительности со средой // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1441—1445.

Ипатов В. С. Описание фитоценоза. СПб., 1998. 94 с.

Котов С. Ф. Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 39—48.

Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 3. С. 400—410.

Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Сравнительная оценка влияния деревьев на напочвенный покров в березняках черничных // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 5. С. 681—702.

Никонов В. В., Лукина Н. В., Смирнова Е. В., Исаева Л. Г. Влияние *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на первичную продуктивность нижних ярусов хвойных лесов Кольского полуострова // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 8. С. 107—119.

Ниценко А. А. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л., 1972. 138 с.

Полякова Г. А., Малышева Т. В., Флеров А. А. Антропогенное влияние на сосновые леса Подмосковья. М., 1981. 144 с.

Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги. М., 2006. 288 с.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 430 с.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи севера СССР. Л., 1982. Вып. 5. 195 с.

Шорина Н. И. Особенности побегообразования *Oxalis acetosella* (*Oxalidaceae*) в онтогенезе // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 7. С. 896—907.

SUMMARY

The role of different factors in soil cover formation in bilberry aspen forest (Konevets Island, Leningrad Region) was estimated. Using the value of tree layer phytogenic field tension, we compared the effect of aspen, pine, birch and spruce trees on illumination, leaves/needles fall, and soil cover plant species. The role of each factor was studied by dispersion analysis. The structure of soil cover mosaic is shown to depend mainly on the effect of tree layer, whereas interactions between soil cover species are less important.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.232/275 (282.247.11)

© И. Н. Стерлягова, Е. Н. Патова

ВОДОРОСЛИ ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА РЕКИ ПЕЧОРА (ПРИПОЛЯРНЫЙ УРАЛ)

I. N. STERLYAGOVA, E. N. PATOVA. THE ALGAE OF WATERBODIES IN THE PECHORA RIVER BASIN (SUBPOLAR URAL)

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Факс (8212) 24-01-63
E-mail: sterlyagova@ib.komisc.ru; patova@ib.komisc.ru
Поступила 22.12.2006
Окончательный вариант получен 04.05.2007

Изучены видовое разнообразие, таксономическая и эколого-географическая структура альгофлоры разнотипных водоемов бассейна среднего течения р. Печора. Всего выявлено 287 видов (297 видов с разновидностями и формами) из 7 отделов: *Cyanoprokaryota* — 125 (130), *Euglenophyta* — 2, *Chrysophyta* — 2, *Xanthophyta* — 9, *Rhodophyta* — 5, *Chlorophyta* — 142 (147), *Charophyta* — 2. Наиболее разнообразны по составу водоросли водоемов бассейна р. Малый Паток. 104 видами дополнен список водорослей водоемов Приполярного Урала. Альгофлора характеризуется как типично пресноводная с преобладанием космополитных видов, сложенная планктонно-бентосными видами, индифферентными по отношению к кислотности и солености воды.

Ключевые слова: пресные водоемы, альгофлора, альгоиндикация, Приполярный Урал, национальный парк «Югыд ва», редкие виды, Красная книга.

Альгофлора водоемов Приполярного Урала до настоящего времени исследована недостаточно. Бóльшая часть этого региона относится к одной из крупнейших охраняемых территорий Республики Коми — национальному парку «Югыд ва». На территории парка наиболее хорошо изучены водоросли бассейнов рек Щугор (Шубина, 1986), Вангыр (Стенина, 2000, 2001; Стенина и др., 2000, 2001), Малый Паток (Патова, 2004, 2006). Фрагментарные сведения об альгофлоре бассейна р. Кожим приводятся в работе Н. Н. Воронихина (1930). Водоемы других бассейнов рек этого региона практически не исследованы.

Целью работы является выявление видового состава водорослей водоемов бассейна среднего течения р. Печора (Приполярный Урал), проведение таксономического и географического анализов флоры, оценка на основе альгоиндикации экологического состояния водоемов, расположенных на территории национального парка «Югыд ва».

Материал и методика

Пробы были собраны в летние месяцы 1995—2000 гг. сотрудниками Института биологии Коми НЦ УрО РАН и в 2001—2005 гг. — авторами. Обследовано 15 водоемов в бассейне среднего течения р. Печора: реки Кожим, Балбанъю,

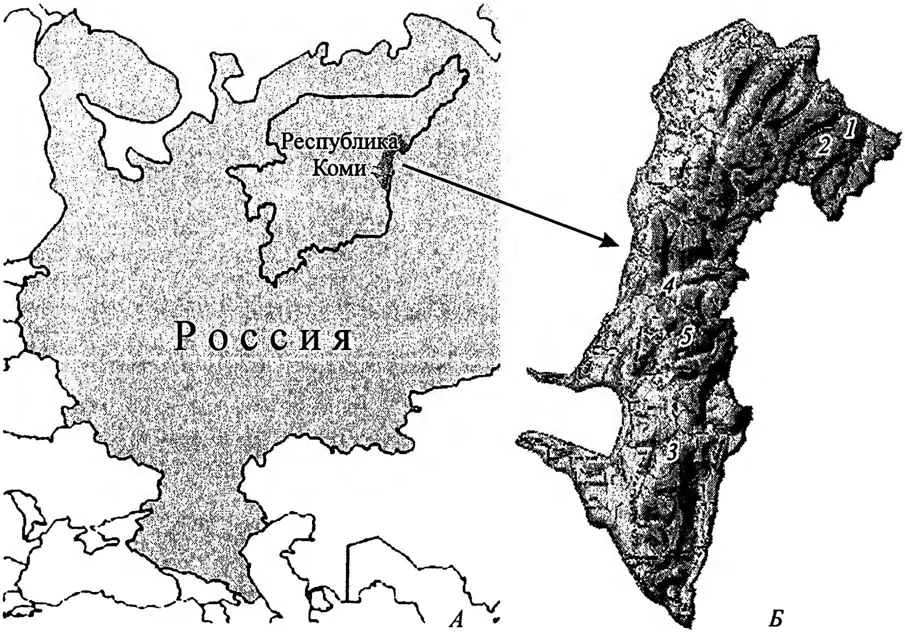


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

А — расположение национального парка «Югыд ва», *Б* — места сбора проб в национальном парке в бассейнах рек: *1* — Кожим, *2* — Балбанъю, *3* — Щугор, *4* — Большой Паток, *5* — Малый Паток.

Щугор, Вангерью, Большой Паток и Малый Паток, озера Большое Балбанты (бассейн р. Балбанъю) и 6 безымянных озер № 2—7 в бассейне р. Малый Паток, ручьи Санавож, Пальникшор (Приполярный Урал, территория национального парка «Югыд ва»). Карта-схема района исследований приведена на рис. 1. Большинство обследованных водоемов по гидрохимическим показателям отнесены к олиготрофным, часть — к β-мезотрофным. Гидрохимические параметры в момент отбора проб составляли для рек и озер соответственно: pH 6.0—8.0 и 7.4—8.6, температура воды 10—17 и 13—17 °C, содержание O_2 8.3—9.45 и 8.5—12 мг/л, электропроводность 20—112 и 25—161 мкs/см.

Общепринятыми в альгологических исследованиях методами (Методика.., 1975; Руководство.., 1983; Водоросли.., 1989; Стенина, Патова, 1999) отбирали водоросли планктона, перифитона и бентоса. Пробы фиксировали 4%-м раствором формальдегида. Всего было проанализировано 150 проб. Кроме того, для более полного выявления видового состава водоросли культивировали на питательных средах Бристоля и Дрю. Определяли синезеленые, зеленые, эвгленовые, желтозеленые, золотистые, красные и харовые водоросли, за исключением диатомовых. При идентификации водорослей использовали определители из серий «Определитель пресноводных водорослей СССР» (Голлербах и др., 1953; Матвиенко, 1954; Попова, 1955; Дедусенко-Щеголева и др., 1959, 1962; Виноградова и др., 1980; Паламарь-Мордвинцева, 1982; Мошкова, Голлербах, 1987), «Флора споровых растений СССР» (Косинская, 1960), «Визначник прiсноводних водоростей УРСР» (Коршиков, 1953; Кондратьева, 1968; Юнгер, Мошкова, 1993), а также сводки зарубежных авторов (Ettl, 1978; Hindák, 1990) и систематические обзоры по различным группам (Кондратьева, Коваленко, 1975; Царенко, 1990; Рундина, 1998; Gerrath, 1986; Handke, 1986). Отделы расположены по системе, принятой в справочнике

«Водоросли» (1989), названия таксонов даны с учетом номенклатурных изменений для *Cyanoprokaryota* (Anagnostidis, Komárek, 1988, 1990; Komárek, Anagnostidis, 1986, 1989, 1998, 2005; Anagnostidis, 2001) и *Chlorophyta*, *Desmidiales* (Lenzenweger, 1996, 1997, 1999). Роды и виды приведены в алфавитном порядке.

Обилие водорослей оценивали по шестибалльной шкале (Васильева, Ремигайло, 1982): 1 — единично, менее 10 экз. в препарате; 2 — редко, 10 экз. в препарате; 3 — нередко, 1—10 экз. в ряду препарата; 4 — часто, 11—25 экз. в одном ряду препарата; 5 — очень часто, 25—50 экз. в ряду препарата; 6 — в массе, более 50 экз. в ряду препарата.

Эколого-географические характеристики заимствованы из работы С. С. Бариновой с соавт. (2000).

Для сравнения видового состава водорослей водоемов применен коэффициент Съеренсена-Чекановского (Песенко, 1982), на основании которого построена дендрограмма сходства с использованием программного модуля «Graphs» (Новаковский, 2004).

Встречаемость (постоянство) видов рассчитывали по формуле: $B = a/A \cdot 100$ %, где B — встречаемость, a — число альгологических проб, в которых обнаружен данный таксон, A — общее число изученных проб (Кондратьева, Коваленко 1975).

Оценка степени органического загрязнения водоемов и водотоков выполнена по методу Пантле-Букка в модификации V. Sladeček (1973).

Результаты и обсуждение

Таксономический состав. Всего в обследованных водоемах обнаружено 287 видов (297 видов и внутривидовых таксонов) водорослей, относящихся к 92 родам, 48 семействам, 18 порядкам, 7 отделам (табл. 1, 2), что свидетельствует о богатстве флоры. Основную долю списка составили зеленые водоросли (*Chlorophyta*) — 147 таксонов рангом ниже рода и синезеленые (*Cyanoprokaryota*) — 130 таксонов. Остальные отделы — *Xanthophyta*, *Rhodophyta*, *Chrysophyta*, *Euglenophyta* и *Charophyta* — представлены 2—9 таксонами (табл. 2).

ТАБЛИЦА 1

Список видов водорослей, обнаруженных в водоемах бассейна р. Печора (1995—2005 гг.)

Таксон	Обследованные водоемы															Встречаемость, %
	Балбанъю	Бол. Балбанты	Санавож	Пальникшор	Кожим	Вангерью	Бол. Паток	Щугор	Мал. Паток	Озеро 2	Озеро 3	Озеро 4	Озеро 5	Озеро 6	Озеро 7	
CYANOPROKARYOTA																
Anabaena cylindrica Lemm.	1														2	4
A. inaequalis (Kütz.) Born. et Flah.	4															1
A. lemmermannii P. Richt.											5	1	5		5	27
A. minutissima Lemm.[1]				1	2											8
A. oscillarioides Bory ex Born. et Flah.				1	1						3				4	19
A. oscillarioides f. *cylindraceae* (Playf.) Elenk.											1					2
A. sedovii Kossinsk.											5				4	4

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Обследованные водоемы															Встречаемость, %
	Балбанъю	Бол. Балбанты	Санавож	Пальникшор	Кожим	Вангерью	Бол. Паток	Щугор	Мал. Паток	Озеро 2	Озеро 3	Озеро 4	Озеро 5	Озеро 6	Озеро 7	
Anabaena sphaerica Born. et Flah.					1											1
A. spiroides Kleb.													1			2
Anabaena sp. 1	1			5	1		1		1	1	2	1	1	1	1	33
Anabaena sp. 2					1						1	1	1		3	14
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs. ex Born. et Flah.												1				1
Aphanocapsa delicatissima W. et G. S. West									1							2
A. elachista var. *irregularis* B.-Peters.														3	3	6
A. grevillei (Hass.) Rabenh.					1											2
A. incerta (Lemm.) Cronb. et Kom.										3	1		1		3	17
A. parasitica (Kütz.) Kom. et Anagn.											1					1
Aphanothece globosa Elenk.												1				3
A. nostocopsis Skuja															1	2
A. saxicola Näg.														3		2
A. stagnina (Spreng.) A. Br. in Rabenh.											1			5	2	4
Aulosira laxa Kirchn. ex Born. et Flah.									4		4					3
Calothrix brevissima G. S. West												1	2			1
C. clavata G. S. West											1	1	1		1	4
C. elenkinii Kossinsk.[1]							1									1
C. parietina (Näg.) Thur. ex Born. et Flah.									2	3	3	1	1	1		7
C. weberi Schmidle											1	5		3		3
Calothrix sp.									2		1	1				5
Chamaesiphon confervicolus A. Br. in Rabenh.									5							1
C. gracilis Rabenh.[1]	1			4	2		1									37
C. oncobyrsoides Geitl.									5							1
C. rostafinskii Hansg.							2		5	4						4
Chamaesiphon sp.						1										3
Chroococcus minimus (Keissl.) Lemm.												1		1		2
C. minor (Kütz.) Näg.										1					1	3
C. minutus (Kütz.) Näg.									4			1	1	1	1	6
C. turgidus (Kütz.) Näg.										1		1		1		4
Chroococcus sp.	1		1							1					3	5
Coelosphaerium kuetzingianum Näg.				3											1	2
C. minutissimum Lemm.										1	1		1	1	1	6
Cylindrospermum sp.														1		1
Dichothrix gypsophila (Kütz.) Born. et Flah.											5			5	1	3
D. orsiniana (Kütz.) Born. et Flah.										3						1
Fischerella muscicola (Thur.) Gom. f. *muscicola*													3			1
F. muscicola f. *crassa* Kossinsk.											1		5			2
Geitlerinema splendidum (Grev. ex Gom.) Anagn.[1]					1											1
Gloeocapsopsis magma (Bréb.) Kom. et Anagn.							1									1
Gloeothece confluens Näg.															3	1

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Обследованные водоемы															Встречаемость, %
	Балбанью	Бол. Балбанты	Санавож	Пальникшор	Кожим	Вангерью	Бол. Паток	Щугор	Мал. Паток	Озеро 2	Озеро 3	Озеро 4	Озеро 5	Озеро 6	Озеро 7	
Gloeotrichia echinulata (J. S. Smith et Sowerby) Richt. ex Born. et Flah.										3		3				3
Hapalosiphon fontinalis (Ag.) Born.					2											1
H. intricatus W. et G. S. West					2					5						2
H. welwitshii W. et G. S. West							1						1			3
Heteroleibleinia kossinskajae (Elenk.) Anagn. et Kom.									5	4		3				4
H. kuetzingii (Schmidle) Compére											1					1
Jaaginema crassum (Woronich.) Anagn.	1	1														2
J. geminatum (Menegh. ex Gom.) Anagn. et Kom.															1	1
J. subtilissimum (Kütz. ex De Toni) Anagn. et Kom.										3						2
Johannesbaptistia gardneri Frémy.												1	1			3
Leptolyngbya angustissima (W. et G. S. West) Anagn. et Kom.									3							1
L. bijugata (Gardn.) Anagn. et Kom.							1									1
L. foveolarum (Mont. ex Gom.) Anagn. et Kom.									2	1	1			3	3	6
L. frigida (Fritsch) Anagn. et Kom.					1		1							1		3
L. notata (Schmidle) Anagn. et Kom.	1								3	5		3		5		5
L. valderiana (Gom.) Anagn. et Kom.														2		1
Lyngbya aestuarii Liebm. ex Gom.										3	3	5				4
Lyngbya sp.							1									1
Merismopedia glauca (Ehr.) Näg.											1	1				2
M. punctata Meyen										4				1		2
M. tenuissima Lemm.										5		1		1		2
Microchaete tenera Thur. ex Born. et Flah.												1				2
Microcystis aeruginosa (Kütz.) Kütz.												1				1
M. pulverea (Wood) Forti emend. Elenk.									2	1	1		1			5
M. smithii Kom. et Anagn.														1		1
Microcystis sp.										1						1
Nostoc caeruleum Lyngb. ex Born. et Flah.	1		1	6	4		6	1	2	5	1			1	1	62
N. commune Vauch. ex Born. et Flah.										2	5	2	1			5
N. kihlmani Lemm.													3			1
N. linckia (Roth) Born. ex Born. et Flah.										5						1
N. linckia f. *rivulare* (Kütz.) Elenk.					1											1
N. microscopicum Carm. ex Born. et Flah.[1]	1		1				1									7
N. paludosum Kütz. ex Born. et Flah.[1]										5	5	3	5			3
N. pruniforme Ag. ex Born. et Flah.											5	1	1			2
N. punctiforme (Kütz.) Hariot ex Born. et Flah.									1				1			2
Nostoc sp.					1					1	1		1			3
Oscillatoria bornetii f. *intermedia* (Woronich.) Elenk.									1		3					2
O. fragilis Böcher											2		1			1
O. limosa Ag. ex Gom. f. *limosa*										3						1

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Обследованные водоемы															Встречаемость, %
	Балбанъю	Бол. Балбанты	Санавож	Пальникшор	Кожим	Вангерью	Бол. Паток	Щугор	Мал. Паток	Озеро 2	Озеро 3	Озеро 4	Озеро 5	Озеро 6	Озеро 7	
Oscillatoria limosa f. *disperso-granulata* (Schkorb.) Elenk.											4					1
O. tenuis f. *uralensis* (Woronich.) Elenk.	1		1		1				5	1						8
Oscillatoria sp. 1	2								1	1	1					9
Oscillatoria sp. 2							1									2
Phormidium ambiguum Gom.	1						1				3	1		1		5
P. amoenum Kütz.										1	1					2
P. amphibium (Ag. ex Gom.) Anagn. et Kom.														1		1
P. animale (Ag. ex Gom.) Anagn. et Kom.	4		1						2	4	3					6
P. boryanum (Bory ex Gom.) Anagn. et Kom.														2		1
P. breve (Kütz.) Anagn. et Kom.	1			2			1									2
P. chlorinum (Kütz.) Umezaki et Watanabe	1															1
P. granulatum (Gardn.) Anagn.	6								5							1
P. grunowianum (Gom.) Anagn. et Kom.	1															1
P. ingricum (Woronich.) Anagn. et Kom.	1		1				1									8
P. irriguum (Kütz. ex Gom.) Anagn. et Kom.					1					3	1					3
P. lividum Näg.											2					1
P. tergestinum (Kütz.) Anagn. et Kom.	4		1	4	2		1				1	1				8
P. terebriforme (Ag. ex Gom.) Anagn. et Kom.			1		1	1	1			1						4
P. terebriforme f. *tenuis* (Woronich. ex Poljansk.) Anagn. et Kom.									3							2
P. uncinatum (Ag.) Gom.							1									2
P. willei (Gardn.) Anagn. et Kom.					1		1		2							2
Phormidium sp.	1				1		1		1	1	1		1	1		9
Planktolyngbya limnetica (Lemm.) Komárk.-Legn. et Cronb.					1											1
Pseudanabaena limnetica (Lemm.) Kom.												4				1
Rhabdoderma irregulare (Naum.) Geitl.									5							1
Rivularia biasolettiana Menegh. ex Born. et Flah.												3				1
R. haematites (D.C.) Ag. ex Born. et Flah.									3		3					2
Scytonema cryspum (Ag.) Born.										5						1
Scytonema sp.									3			1				3
Snowella lacustris (Chod.) Kom. et Hind.									1						1	2
Spirulina major Kütz. ex Gom.					1			1								3
Stigonema ocellatum (Dillw.) Thur. ex Born. et Flah.											1		2			3
Stigonema sp.										1	1					2
Synechocystis salina Wisl.[1]		1														2
S. sallensis Skuja													3			1
Tolypothrix distorta Kütz. ex Born. et Flah.									2		1	4		3		5
T. lanata Wartmann in Rabenh.									1			1				9
T. penicillata (Ag.) Thur.										5						1
T. tenuis Kütz. ex Born. et Flah.	1									3	3	3	2	1	4	24

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Обследованные водоемы															Встречаемость, %
	Балбанъю	Бол. Балбанты	Санавож	Пальникшор	Кожим	Вангерью	Бол. Паток	Щугор	Мал. Паток	Озеро 2	Озеро 3	Озеро 4	Озеро 5	Озеро 6	Озеро 7	
Trichormus variabilis (Kütz. ex Born. et Flah.)									1		3	3				5
Tychonema bornetii (Zukal) Anagn. et Kom.												5				2
T. tenue (Skuja) Anagn. et Kom.									2							2
Woronichinia compacta (Lemm.) Kom. et Hind.									1		1		1			3
EUGLENOPHYTA																
Euglena viridis Ehr.					1											1
Euglena sp.					1											1
CHRYSOPHYTA																
Hydrurus foetidus Kirhn.	6			4	1											20
Mallomonas sp.			1													1
XANTHOPHYTA																
Botrydiopsis arhiza Borzi[1]					1											1
Characiopsis gibba (A. Br.) Borzi[1]											1					2
Tribonema affine West											1					1
T. crassum Pasch.[1]						6	6									7
T. elegans Pasch.[1]													1			1
T. intermixtum Pasch.[1]	1	1			1											6
T. minus Hazen							1				1	1			1	12
T. viride Pasch.								1	1	1			1			9
T. vulgare Pasch.	2			1	1							1				5
RHODOPHYTA																
Audouinella hermannii (Roth) Duby[1]		1														1
Batrachospermum moniliforme Roth	4	3					2						3			5
Chantransia chalybea (Roth) Fries		1		3	1		1									4
Chantransia sp.					1	2	1		1							6
Lemanea fluviatilis Ag.[1]		1					1									2
CHLOROPHYTA																
Actinastrum aciculare Playf.[1]					2				1			1	1		1	5
A. hantzschii Lagerh.[1]										1	1	1	1			5
Actinotaenium elongatum (Racib.) Teil.[1]*													1			1
Ankistrodesmus spiralis (Turn.) Lemm.[1]	1				1											1
Ankistrodesmus sp.					1										1	1
Ankyra ocellata (Korsch.) Fott[1]				1												1
Bulbochaete minor A. Br.[1]												1	1		1	2
B. varians Wittr.											1	1	1		1	4
Bulbochaete sp.										1	1	1	1		1	9
Chaetophora elegans (Roth) Ag.				6	5											12
Characium acuminatum A. Br.[1]				1							1	1				2
C. sieboldii A. Br.[1]											1		1		1	2
Chlamydomonas gloeogama Korsch.[1]					1											1

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Обследованные водоемы															Встречаемость, %
	Балбанью	Бол. Балбанты	Санавож	Пальникшор	Кожим	Вангерью	Бол. Паток	Щугор	Мал. Паток	Озеро 2	Озеро 3	Озеро 4	Озеро 5	Озеро 6	Озеро 7	
Chlorella vulgaris Beijer. f. *globosa* V. Andr.					1											1
Chlorococcum infusionum (Schr.) Menegh.[1]					1											1
Chlorococcum sp.	2															1
Closterium acerosum (Schr.) Ehr. ex Ralfs*					1				1							1
C. acerosum f. *minus* (Hantzsch) Kossinsk.[1]							1				1					3
C. ehrenbergii Menegh. ex Ralfs*					2		1		1						1	4
C. lanceolatum Kütz. ex Ralfs f. *parvum* (W. et G. S. West) Kossinck.[1]*					1											1
C. libellula Focke var. *interruptum* (W. et G. S. West) Donat[1]										1						1
C. moniliferum (Bory) Ehr. ex Ralfs*					2								1			2
C. parvulum Näg.*					4	1	1					1			1	18
C. strigosum Bréb.[1]*	1															1
C. timudulum Gay*	1				5		3		1						1	15
Closterium sp.												1	1		1	2
Coelastrum astroideum De-Not.[1]									1		1	1	1		1	9
C. indicum Turn.[1]											1					1
Coenococcus planctonicus Korsch.	6			6	6											3
Cosmarium angulosum Bréb.[1]*							1				1					3
C. arctoum Nordst.[1]					4				1							2
C. bioculatum Bréb. Ralfs.*	2										1	1	1			3
C. bioculatum var. *depressum* (Schaarschm.) Schmidle[1]*										1			1	1	1	4
C. botritys Menegh. ex Ralfs*	1			1	1							1	1		1	7
C. clepsydra Nordst.[1]*															1	1
C. cucumis (Corda) ex Ralfs*									1							1
C. cylindricum Ralfs[1]											1	1	1	1	1	2
C. debaryi Arch. Pritchard[1]*													1		1	1
C. granatum Bréb. Ralfs.*	1			1							1	1	1		1	7
C. impressulum Elfv.*	2				1					1	1	1	1	1	1	15
C. margaritatum (Lund.) Roy et Biss.*	1															1
C. phaseolus Bréb. ex Ralfs[1]*										1	1				1	3
C. portianum Arch.[1]*												1				1
C. protractum (Näg.) De Bary*												1			1	4
C. pseudarctoum Nordst.[1]														1	1	2
C. pulcherrimum Nordst.[1]	1															1
C. punctulatum Bréb.[1]*	1								1	1	1	1	1		1	12
C. pyramidatum Bréb.[1]*							1									1
C. quardatulum (Gay) De Toni[1]												1	1			3
C. quadrum Lund.[1]*											1					1
C. regulare Schmidle[1]										1	1		1			2
C. sexnotatum Gutw.[1]*										1			1			2
C. speciosum Lund. var. *biforme* Nordst.[1]*							1								1	1
C. subimpressulum Borge[1]												1		1		4
C. subprotumidum Nordst.[1]*	1										1	1	1			11
C. subspeciosum Nordst.*												1	1			1

Таксон	Обследованные водоемы															Встречаемость, %
	Балбанью	Бол. Балбанты	Санавож	Пальникшор	Кожим	Вангерью	Бол. Паток	Щугор	Мал. Паток	Озеро 2	Озеро 3	Озеро 4	Озеро 5	Озеро 6	Озеро 7	
Cosmarium subtumidum Nordst.[1]											1	1	1	1		8
C. trilobulatum Reinsch[1]											1	1				1
C. turpinii Bréb.[1]*											1	1				3
C. undulatum Corda ex Ralfs[1]*	1				1	1	1		1	1		1		1	1	57
C. venustum (Bréb.) Arch. var. *venustum* f. *minus* Wille[1]										1	1	1			1	2
Cosmarium sp.	1									1	1	1	1		1	2
Crucigenia quadrata Morr.[1]										1	1	1				2
Crucigenia sp.										1		1			1	2
Draparnaldia glomerata (Vauch.) Ag.							1									1
Euastrum ansatum Ralfs*	2											1			1	4
E. bidentatum Näg. var. *bidentatum**									2		1	1	1			7
E. bidentatum var. *rostratum* (Ralfs) Kossinsk.		1										1		1	1	3
E. binale (Turp.) Ehr. f. *minus* W. West		1									2		1			3
E. binale f. *sectum* Turn.		1								1						3
E. binale var. *papilliferum* Gutw.[1]											1					1
E. denticulatum Gay[1]*										1	1	1	1		1	9
E. elegans (Bréb.) Kütz.[1]*										1	1				1	5
E. validum W. et G. S. West[1]									1		1		1		1	4
E. verrucosum Ehr. et Ralfs*											1				1	1
E. vigrense Rypp.[1]										1		1			1	2
Geminella interrupta (Turp.) Lagerh.[1]		1									1					2
Micrasterias americana (Ehr.) ex Ralfs[1]*														1		1
M. pinnatifida (Kütz.) ex Ralfs[1]*														1		1
Microtamnion kuetzingianum Näg.[1]					1											2
M. strictissimum Rabenh.	1															2
Monoraphidium contortum (Thur.) Kom.-Legn.[1]				1	2							1			1	5
M. griffithii (Berk.) Kom.-Legn.[1]	1			2	2				1		1				1	10
M. minutum (Näg.) Kom.-Legn.[1]					1											2
Mougeotia sp.	1	1		1	1										1	6
Oedogonium sp.	1				1					1	1		1	1	1	8
Oocystis sp.	1									1						1
Pediastrum boryanum (Turp.) Menegh.		1					1				3	1			1	13
P. duplex Meyen												1			1	6
P. simpex Meyen[1]											1	1	1		1	4
P. tetras (Ehr.) Ralfs											1				1	2
Penium didymocarpum Lund.[1]*							1						1			1
P. polymorphum (Perty) Perty*											1		1			2
P. spinospermum Josh.*									2		1	1	1		1	3
Penium sp.							1									1
Prasiola crispa (Lightf.) Menegh.[1]			1										1			1
Scenedesmus acutus Meyen[1]					1					1	1		1	1		5
S. bijugatus (Turp.) Kütz.[1]												1	1		1	4
S. ellipticus Corda[1]											1	1			1	4
S. obliquus (Turp.) Kütz.[1]					1						1		1		1	3

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Обследованные водоемы															Встречаемость, %
	Балбанъю	Бол. Балбанты	Санавож	Пальникшор	Кожим	Вангерью	Бол. Паток	Щугор	Мал. Паток	Озеро 2	Озеро 3	Озеро 4	Озеро 5	Озеро 6	Озеро 7	
Scenedesmus quadricauda (Turp.) Bréb.											1	1	1		1	7
Scenedesmus sp.				1												1
Spirogyra decimina (Müll.) Kütz.[1]					6											1
S. tenuissima (Hass.) Kütz.[1]											1	1			1	2
Spirogyra sp.				1	5		1					1			1	13
Spondylosium planum (Wolle) W. et G. S. West[1]*										1	1					1
S. pulchellum Arch. ex Arch.[1]*												1			1	1
S. pulchrum (Bail.) Arch.[1]		1											1			1
Spondylosium sp.							1								1	2
Staurastrum basidentatum Borge[1]										1						1
S. boreale W. et G. S. West.*													1		1	2
S. brebissonii Arch.*											1		1			1
S. dispar Bréb.[1]*														1		1
S. erasum Bréb.[1]*							1					1				3
S. gracile Ralfs ex Ralfs[1]*											1					1
S. inflexum Bréb.[1]*											1				1	2
S. lapponicum (Schmidle) Grönbl.[1]*											1					1
S. oblongum Delp.[1]												1				1
S. orbiculare (Ehr.) Ralfs[1]*	1				4	1	1		1		1		1		1	53
S. paradoxum Meyen[1]													1		1	1
S. pseudosebaldii Wille[1]*											1	1			1	2
S. punctulatum Bréb. ex Ralfs*							1					1			1	4
S. rotula Nordst.[1]										1		1			1	2
S. striolatum (Näg.) Ralfs[1]*											1	1				1
S. tetracerum (Kütz.) Ralfs[1]*											1			1	1	2
Staurastrum sp. 1											1				1	1
Staurastrum sp. 2										1			1			1
Staurodesmus extensus (Borge) Teil.[1]*							1				1		1			2
S. megacanthus (Lund.) Thunm.[1]*												1	1		1	2
S. mucronatus (Ralfs ex Bréb.) Croas.[1]*											1	1			1	2
S. subulatus (Kütz.) Thom. var. *subaequalis* (W. et G. S. West) Thom.[1]											1		1			1
Staurodesmus sp.											1	1	1		1	3
Stichococcus bacillaris Näg. s. str.[1]				1												1
Stigeoclonium elongatum (Hass.) Kütz.[1]				1												1
S. lubricum (Dillw.) Kütz.[1]	4				2						1	1	1			3
S. tenue (Ag.) Kütz.									1							1
Tetraspora cylindrica (Wahl.) Ag.	1															3
T. lacustris Lemm.	6	5	1		5						1				1	4
Tetrastrum triangulare (Chod.) Kom.[1]	2									1			1			2
Ulothrix limnetica Lemm.					1											1
U. tenuissima Kütz.															1	1
U. variabilis Kütz.					4						1				1	5
U. zonata (Web. et Mohr.) Kütz.	6	1	4	6	6	5	6	1	1	1		1				59
Xanthidium antilopaeum (Bréb.) Kütz.*															1	2

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Обследованные водоемы															Встречаемость, %
	Балбанъю	Бол. Балбанты	Санавож	Пальникшор	Кожим	Вангерью	Бол. Паток	Щугор	Мал. Паток	Озеро 2	Озеро 3	Озеро 4	Озеро 5	Озеро 6	Озеро 7	
Xanthidium smithii Arch.[1]														1		1
Xanthidium sp.										1						2
Zygnema sp.	1		1		4								1			4
CHAROPHYTA																
Chara vulgaris L. emend. Wallr.[1]															3	1
Nitella opaca (Bruz.) Ag.[1]		5											1			1

Примечание. [1] — таксоны, впервые приводимые для водоемов Приполярного Урала, * — названия таксонов даны по Lenzenweger (1996, 1997, 1999); 1—6 — баллы по шестибалльной шкале.

Преобладание зеленых водорослей над синезелеными считается особенностью горнобореальной реофильной области в отличие от горноаридной (Сафонова, 1997). 104 вида и внутривидовых таксона, или 35 % от общего числа, являются новыми для Приполярного Урала (табл. 1), что объясняется малой изученностью альгофлоры этого региона.

В десятку наиболее крупных семейств вошли: *Desmidiaceae* (77 видов), *Nostocaceae* (25), *Phormidiaceae* (20), *Pseudanabaenaceae* (15), *Merismopediaceae* (14), *Rivulariaceae* (11), *Closteriaceae* (10), *Scenedesmaceae* и *Oscillatoriaceae* (по 10), *Synechococcaceae* и *Tribonematacea*e (по 7 видов). Эти семейства объединяют 204 вида или 68.7 % от всего видового состава флоры исследованных водоемов (рис. 2). В большинстве горных районов десятка ведущих семейств остается практически неизменной, меняется лишь местоположение семейств (Музафаров, 1951; Сафонова, 1997; Патова, 2004; Ярушина, 2004; Ярушина и др., 2004). Самые высокие позиции в спектре семейств принадлежат тем из них, видовое разнообразие которых

ТАБЛИЦА 2

Таксономическая структура и пропорции альгофлоры водоемов бассейна среднего течения р. Печора

Отдел	Порядок		Семейство		Род		Вид		Род/Семейство	Вид/Семейство	Вид/Род
	n	%	n	%	n	%	n	%			
Cyanoprokaryota	4	22.2	15	31.2	41	44.6	130	43.7	2.7	8.7	3.2
Euglenophyta	1	5.6	1	2.1	1	1.1	2	0.7	1.0	2.0	2.0
Chrysophyta	2	11.1	2	4.2	2	2.2	2	0.7	1.0	1.0	1.0
Xanthophyta	2	11.1	3	6.3	3	3.2	9	3.0	1.0	3.0	3.0
Rhodophyta	1	5.5	3	6.2	4	4.3	5	1.7	1.3	1.7	1.3
Chlorophyta	7	38.9	22	45.8	39	42.4	147	49.5	1.8	6.7	3.8
Charophyta	1	5.6	2	4.2	2	2.2	2	0.7	1.0	1.0	1.0
Альгофлора в целом	18	100	48	100	92	100	297	100	1.9	6.2	3.2

Примечание. n — число таксонов.

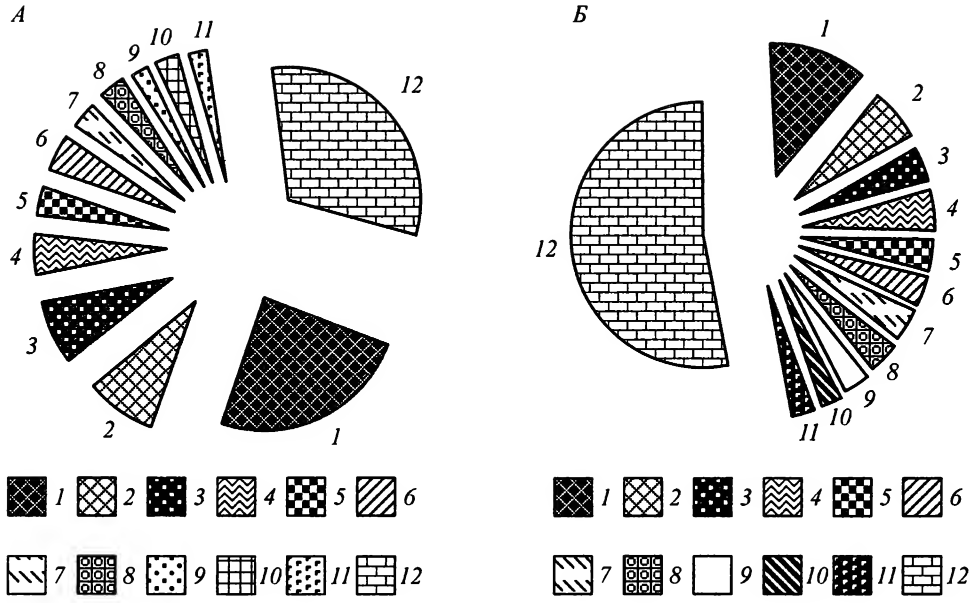


Рис. 2. Спектры ведущих семейств (*А*) и родов (*Б*) водорослей по числу видовых и внутривидовых таксонов в альгофлоре обследованных водоемов.

А: *1* — *Desmidiaceae*, *2* — *Nostocaceae*, *3* — *Phormidiaceae*, *4* — *Pseudanabaenaceae*, *5* — *Merismopediaceae*, *6* — *Rivulariaceae*, *7* — *Closteriaceae*, *8*— *Scenedesmaceae*, *9*— *Oscillatoriaceae*, *10* — *Synechococcaceae*, *11* — *Tribonematаceae*, *12* — прочие; *Б*: *1* — *Cosmarium*, *2* — *Phormidium*, *3* — *Staurastrum*, *4* — *Anabaena*, *5* — *Euastrum*, *6* — *Closterium*, *7* — *Nostoc*, *8* — *Tribonema*, *9* — *Oscillatoria*, *10* — *Calothrix*, *11* — *Leptolyngbya*, *12* — прочие.

отражает прежде всего голарктические черты флор северного полушария (Гецен и др., 1994). Характерной чертой бореальных флор является большое количество семейств с 1—2 видами. В изученной флоре доля одно-, двувидовых семейств составила 47.9 % от общего числа семейств и включает 10.4 % видов.

Еще одной особенностью этих флор является преобладание маловидовых родов (Гецен и др., 1994; Ярушина и др., 2004). Во флоре исследованных водоемов Приполярного Урала 60 родов (65.9 % родового состава) насчитывают по 1—2 вида, они включают 27.2 % видового состава (рис. 2). К ведущим родам относятся *Cosmarium* (33 вида), *Phormidium*, *Staurastrum* (по 18), *Anabaena*, *Euastrum* (по 11), *Nostoc*, *Closterium* (по 10), *Tribonema*, *Oscillatoria* (по 7), *Calothrix*, *Leptolyngbya*, *Scenedesmus* (по 6 видов), которые в сумме дают 143 вида (48.3 %). Родовые спектры имеют большое сходство с родовыми спектрами из других горных регионов (Музафаров, 1951; Порядина, 1973; Сафонова, 1997; Патова, 2004; Ярушина и др., 2004).

Эколого-географическая характеристика. Географический анализ выполнен на 130 видах, сведения о распространении которых были найдены. Как следует из данных табл. 3, во флоре преобладают виды-космополиты. Незначительное присутствие арктоальпийских, гипоарктических и немногочисленных бореальных видов подчеркивает северные черты флоры. По типам местообитаний в обследованных водоемах преобладали планктонно-бентосные и планктонные формы (сведения обнаружены для 135 видов), хотя для толщи воды горных рек типичные планктонные виды не свойственны. Обычно в ней в небольшом количестве встречаются формы, занесенные из бентоса и перифитона (Кондратьева, 2001). К наиболее характерным видам перифитона принадлежали виды родов *Scytonema*, *Toly-*

ТАБЛИЦА 3

Эколого-географические характеристики альгофлоры водоемов бассейна среднего течения р. Печора

Характеристика	Число видов (%)*	Характеристика	Число видов (%)*
Местообитание:		Отношение к pH:	
планктонные	39 (13.1)	алкалифилы	1 (0.3)
бентосные	35 (11.7)	ацидофилы	9 (3.0)
планктонно-бентосные	58 (19.5)	индифференты	18 (6.0)
эпибионтные	3 (1.0)	Галобность:	
Сапробность:		галофилы и мезогалобы	13 (4.4)
χ (χ—o)-сапробы	6 (2.0)	галофобы	13 (4.4)
олигосапробы	20 (6.7)	индифференты	57 (19.1)
o—β, (β—o)-мезосапробы	6 (2.0)	Распространение:	
β-мезосапробы	24 (8.1)	космополиты	110 (36.9)
β—α, (α—β)-мезосапробы	3 (1.0)	арктоальпийские	4 (1.3)
α-мезосапробы	10 (3.4)	гипоарктические	13 (4.4)
ρ-сапробы	3 (1.0)	бореальные	4 (1.3)

Примечание. * Процент видов каждой эколого-географической группы дан от общего числа видов и внутривидовых таксонов водорослей.

pothrix, *Nostoc*, *Chamaesiphon*, *Phormidium*, *Scenedesmus*, *Pediastrum* и *Ulothrix*. Во всех водоемах доминировали индифферентные по отношению к солености воды виды. Галофилы и галофобы представлены незначительно, мезогалобы — единично, что связано, скорее всего, с низкой минерализацией и гидрокарбонатно-кальциевым составом воды. Во всех водоемах преобладали виды-индифференты по отношению к pH, на втором месте были ацидофилы, незначительно присутствовали алкалифилы, что подтверждается данными гидрохимического анализа.

Наибольшим разнообразием отличались водоросли бассейна р. Малый Паток (табл. 1), что связано, в первую очередь, с наименьшим влиянием на водные экосистемы этого района антропогенного пресса, а также с более подробным изучением альгологического материала.

В большинстве обследованных водоемов отмечены следующие виды с высокой встречаемостью (50 % и более): *Nostoc caeruleum*, *Cosmarium undulatum*, *Staurastrum orbiculare*, *Ulothrix zonata*. Среди синезеленых по числу таксонов преобладали виды из родов *Phormidium*, *Anabaena*, *Nostoc*, *Oscillatoria* и *Calothrix*. Многие из них представлены в доминирующем комплексе всех водных объектов. В озерах наиболее разнообразны по составу водоросли, характерные для стоячих водоемов: *Tolypothrix tenuis*, *Anabaena lemmermannii*, *Scenedesmus quadricauda*, *Pediastrum boryanum*. В альгогруппировках рек основу видового разнообразия водорослевых сообществ формируют водоросли эпилитона и эпифитона, большинство из них являются реофильными: *Ulothrix zonata*, *Tetraspora lacustris*, *Hydrurus foetidus*, виды рода *Tribonema*, *Chantransia chalybea*, *Lemanea fluviatilis*.

Сравнительный анализ видового состав водорослей исследованных водоемов показал относительно невысокую степень сходства (рис. 3). Наиболее сходными оказались флоры водоемов, близких по своим гидрохимическим и гидрологическим характеристикам, которые выделились в два кластера: реки с ручьями и озера. Максимальное сходство наблюдалось между озерами в бассейне р. Малый Паток: 3 и 5 — 51, 4 и 7 — 45 %, что объясняется сходством их гидрологических и гидрохимических параметров и тем, что этот район практически не испытывает

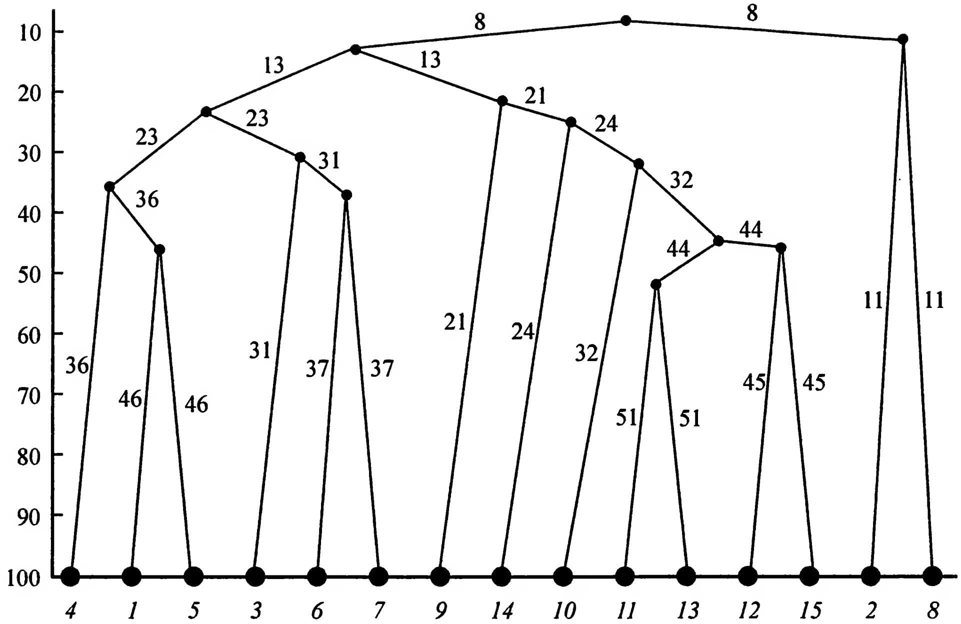


Рис. 3. Сходство видового состава водорослей водоемов бассейна среднего течения р. Печора. По оси абсцисс — название водоема: *1* — р. Балбанъю, *2* — оз. Большое Балбанты, *3* — ручей Санавож, *4* — ручей Пальникшор, *5* — р. Кожим, *6* — р. Вангерью, *7* — р. Большой Паток, *8* — р. Щугор, *9* — р. Малый Паток, *10* — оз. 2, *11* — оз. 3, *12* — оз. 4, *13* — оз. 5, *14* — оз. 6, *15* — оз. 7; по оси ординат — % сходства видового состава по коэффициенту Сьеренсена—Чекановского.

влияния антропогенных факторов. В отдельную группу выделились реки Кожим и Балбанъю (46 %), Вангерью и Большой Паток (37 %) вместе с ручьям Пальникшор и Санавож, имеющими типично горный характер (большая скорость течения, высокая турбулентность водного потока, значительное падение, низкая температура воды, невысокое содержание минеральных и органических веществ, близкая к нейтральной реакция водной среды, а также порожистые русла, скалистые берега и однообразный в большинстве горных водотоков галечно-валунный тип грунта). Наиболее различаются по видовому составу ручьи и озера, что объясняется наибольшим отличием этих водоемов по экологическим характеристикам. В ручьях отмечены маловидовые группировки водорослей при доминировании нескольких реофильных видов, в основном эпилитных форм, в озерах, напротив, наблюдается максимальное развитие водорослей перифитона и бентоса.

Водоросли являются хорошими индикаторами условий среды обитания (Баринова и др., 2000). Среди видов-индикаторов органического загрязнения преобладали олигосапробы и β-мезосапробы, из них наиболее часто встречались и входили в доминирующие комплексы *Ulothrix zonata*, *Hydrurus foetidus*, *Tetraspora lacustris*, *Chantransia chalybea*, *Chamaesiphon gracilis*. α-мезосапробные и полисапробные виды тоже присутствовали в водоемах, но значительно реже и с более низким баллом обилия. Индекс сапробности в водоемах изменялся от 1.12 до 1.81 (табл. 4). Эти значения соответствуют переходной олиго-β-мезосапробной зоне, воды которой относятся к II—III классу качества. Как видно из данных табл. 4, классы качества воды, определенные по водорослям-индикаторам и по данным гидрохимического анализа, в большинстве случаев совпадают. Вместе с тем для ряда озер класс качества воды, рассчитанный по водорослям, оказался выше, чем по данным

ТАБЛИЦА 4

Показатели сапробности исследованных водных объектов на территории национального парка «Югыд ва»

Водоем	Индекс сапробности, S	Класс качества вод		Зона самоочищения
		по данным сапробиологического анализа	по данным гидрохимического анализа	
Р. Балбанъю	1.54	II—III	—	Олиго-β-мезосапробная
Оз. Бол. Балбанты	1.16	II	—	олигосапробная
ручей Санавож	1.12	II	—	олигосапробная
Ручей Пальникшор	1.55	II—III	II—III	Олиго-β-мезосапробная
р. Кожим	1.63	III	III	β-мезосапробная
Р. Вангеръю	1.51	II—III	—	Олиго-β-мезосапробная
Р. Бол. Паток	1.57	III	—	β-мезосапробная
р. Щугор	1.28	II	—	олигосапробная
Р. Мал. Паток	1.35	II	II	олигосапробная
озеро 2	1.76	III	II	β-мезосапробная
озеро 3	1.71	III	II	β-мезосапробная
озеро 4	1.67	III	II	β-мезосапробная
озеро 5	1.81	III	II	β-мезосапробная
озеро 6	1.51	II—III	II—III	Олиго-β-мезосапробная
озеро 7	1.81	III	III	β-мезосапробная

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных, II — чистая, III — удовлетворительной чистоты, II—III — переходная зона. Озера 2—7 — условные обозначения озер в бассейне р. Малый Паток.

химического анализа. Это подтверждает предположение, что водоросли являются более чувствительным показателем и диагностируют даже незначительные изменения экологических условий, не регистрируемых химическими методами.

Выявлено 6 редких видов водорослей, которые могут быть рекомендованы к включению в Красную книгу Республики Коми. *Nostoc pruniforme* (категория охраны 3 — редкий вид) обнаружен в 3 озерах бассейна р. Малый Паток, на территории Республики Коми отмечены также немногочисленные популяции в тундровых и таежных озерах (Патова, 2004). Вид уязвим в связи с краткой продолжительностью жизни, узкой экологической приуроченностью, общим загрязнением и эвтрофикацией водоемов, а также нарушением местообитаний в результате разработки полезных ископаемых. Включен в Красную книгу Республики Татарстан (1995), Кировской обл. (2001), Вологодской обл. (2004). *Lemanea fluviatilis* (3 — редкий вид) — отмечен в 2 водоемах: оз. Большое Балбанты и р. Большой Паток. В Республике Коми произрастает на северной границе ареала. Обитает только в чистых, быстро текущих ручьях, реках, на камнях. Известно две находки популяций этого вида на Полярном Урале в водотоках верхнего и среднего течения р. Кара и на Приполярном Урале в бассейне р. Щугор (Шубина, 1986). Уязвим в связи с узкой экологической приуроченностью, загрязнением водоемов и нарушением местообитаний в результате разработки месторождений полезных ископаемых и строительства линейных сооружений для транспортировки нефти и газа. Включен в Красную книгу Ненецкого Автономного Округа (3 — редкий вид) (2006). *Chara vulgaris* найден в озере 7 бассейна р. Малый Паток. В Республике Коми проходит северная граница распространения вида, известна находка в Ухтинском р-не в карстовых озерах на территории памятника природы «Параськины озера». Уязвим в связи с малочисленностью популяций, узкой экологической амплитудой (обитает только в слабощелочных пресноводных водоемах со слабопроточной водой и известковыми грунтами). Лимитирующим фактором является снижение прозрачности и загрязнение воды в водоемах. Включен в Красную книгу Ненецкого Автономного Округа (2006). *Audouinella hermannii* (нуждается в особом внимании к состоянию в природной среде) — известно одно местонахождение в оз. Большое Балбанты (бассейн р. Балбанъю). Распространение на территории Республики Коми изучено слабо. Редкий вид, имеющий узкую экологическую приуроченность, один из немногих представителей красных пресноводных водорослей в горных водоемах. Лимитирующими факторами являются нарушение местообитаний и загрязнение воды в результате разведки и добычи полезных ископаемых. *Batrachospermum moniliforme* (нуждается в особом внимании к состоянию в природной среде) — встречен в водоемах бассейнов рек Малый и Большой Паток, Балбанъю. На территории Республики Коми отмечен в тундровой зоне — в водотоках и озерах бассейнов рек Кара, Уса, в таежной зоне — в водоемах бассейнов рек Щугор, Кожим. Вид имеет узкую экологическую приуроченность. Встречается спорадически и малочисленными популяциями в быстро текущих ручьях и родниках, а также в озерах. Лимитирующие факторы: нарушение местообитаний и загрязнение воды в результате разведки и добычи полезных ископаемых, а также прокладка линейных сооружений для транспортировки нефти и газа. Включен в Красную книгу Московской обл. (1998), Вологодской обл. (2004), Ненецкого Автономного Округа (2006). *Nitella opaca* (нуждается в особом внимании к состоянию в природной среде) — обнаружен в оз. Большое Балбанты и озере 5 в бассейне р. Малый Паток. На территории Республики Коми проходит северная граница ареала вида. Уязвим в связи с краткой продолжительностью жизни и узкой экологической приуроченностью. К лимитирующим факторам относятся снижение прозрачности и загрязнение воды в водоемах в результате влияния объектов горно-рудного и нефте-газового комплексов. Включен в Красную книгу Республики Татарстан (1995), Ненецкого Автономного Округа (2006).

Заключение

В исследованных водоемах выявлено высокое видовое разнообразие водорослей. Основу альгофлоры формируют виды отделов *Chlorophyta* и *Cyanoprokaryota*, что в целом характерно для водных экосистем северных регионов и горных флор.

Эколого-географический анализ показал преобладание во флоре видов-космополитов, приуроченных к планктонно-бентосным и планктонным местообитаниям, индифферентным по отношению к солености и кислотности среды.

В доминирующий комплекс озер входят водоросли, характерные для перифитона стоячих водоемов. В реках основу альгофлоры формируют водоросли эпилитона и эпифитона, большинство из них являются реофилами.

Виды-индикаторы органического загрязнения включают группы, предпочитающие чистые низкоминерализованные воды. Полученные результаты вместе с данными гидрохимического анализа свидетельствуют о чистоте вод и удовлетворительном состоянии обследованных водных объектов, расположенных на территории национального парка «Югыд ва».

6 видов — *Nostoc pruniforme*, *Audouinella hermannii*, *Batrachospermum moniliforme*, *Lemanea fluviatilis*, *Chara vulgaris*, *Nitella opaca* — рекомендованы для включения в Красную книгу Республики Коми.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотрудникам Института биологии М. Д. Сивкову, А. С. Стениной, С. В. Вавиловой, В. И. Пономареву, О. А. Лоскутовой за помощь в сборах и предоставлении ряда проб, И. В. Новаковской за полезные замечания и помощь при подготовке статьи, а также сотрудникам аккредитованной экоаналитической лаборатории Института биологии за проведение гидрохимического анализа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баринова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды. М., 2000. 150 с.

Васильева И. И., Ремигайло П. А. Водоросли Вилюйского водохранилища. Якутск, 1982. 116 с.

Виноградова К. Л., Голлербах М. М., Зауер Л. М., Сдобникова Н. В. Зеленые, красные и бурые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л., 1980. Вып. 13. 248 с.

Водоросли: Справочник / Под ред. С. П. Вассера. Киев, 1989. 608 с.

Воронихин Н. Н. Водоросли Полярного и Северного Урала // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. Л., 1930. Т. 60. Вып. 3. С. 3—80.

Гецен М. В. Водоросли бассейна Печоры. Состав и распространение. Л., 1973. 148 с.

Гецен М. В., Стенина А. С., Патова Е. Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург, 1994. 145 с.

Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1953. Вып. 2. 653 с.

Дедусенко-Щеголева Н. Т., Голлербах М. М. Желтозеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.; Л., 1962. Вып. 5. 271 с.

Кондратьева Н. В. Синьозелені водорості — *Cyanophyta*. Клас гормогонієві — *Hormogoniophyceae* // Визначник прісноводних водоростей УРСР. Київ, 1968. Вип. 1. Ч. 2. 523 с.

Кондратьева Н. В. Флора водорослей континентальных водоемов Украины. Прокариотические водоросли. Киев, 2001. Вып. 1. Ч. 2. 342 с.

Кондратьева Н. В., Коваленко О. В. Краткий определитель видов токсичных синезеленых водорослей. Киев, 1975. 80 с.

Коршиков О. А. Підклас протококові (*Protococcinea*) // Визначник прісноводних водоростей Українськоі РСР. Київ, 1953. Вип. 5. 439 с.

Косинская Е. К. Десмидиевые водоросли // Флора споровых растений СССР. М., 1960. Т. 5. Вып. 1. 707 с.

Красная книга Вологодской области. Растения и грибы. Вологда, 2004. Т. 2. 360 с.

Красная книга Кировской области. Животные, растения, грибы. Екатеринбург, 2001. 288 с.

Красная книга Московской области. М., 1998. 560 с.

Красная книга Ненецкого Автономного округа. Нарьян-Мар, 2006. 450 с.

Красная книга Республики Татарстан. Животные, растения, грибы. Казань, 1995. 452 с.

Матвиенко А. М. Золотистые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1954. Вып. 3. 188 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 239 с.

Мошкова Н. А., Голлербах М. М. Зеленые водоросли. Класс улотриксовые // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л., 1987. Вып. 10 (1). 360 с.

Музафаров А. М. Флора водорослей горных водоемов Средней Азии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1951. 28 с.

Новаковский А. Б. Возможности и принципы работы программного модуля «Graphs». Препринт. Сыктывкар, 2004. 31 с.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л., 1982. Вып. 11 (2). 620 с.

Патова Е. Н. Разнообразие *Cyanoprokaryota* в ледниковых озерах бассейна р. Малый Паток (Приполярный Урал) // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А. И. Толмачева. Сыктывкар, 2004. С. 165—169.

Патова Е. Н. Разнообразие *Cyanoprokaryota* водоемов бассейна реки Малый Паток (Приполярный Урал, национальный парк «Югыд ва») // Новости систематики низших растений. СПб., 2006. Т. 39. С. 51—61.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.

Попова Т. Г. Эвгленовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1955. Вып. 7. 282 с.

Порядина С. Н. Альгофлора реки Урал и ее притоков: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1973. 33 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В. А. Абакумова. Л., 1983. 239 с.

Рундина Л. А. Зигнемовые водоросли России (*Chlorophyta*: *Zygnematophyceae*, *Zygnematales*). СПб., 1998. 351 с.

Сафонова Т. А. Водоросли горных водотоков юга Западной Сибири. Разнообразие и таксономическая структура // Сиб. экол. журн. 1997. № 1. С. 91—96.

Стенина А. С. Диатомовые водоросли в бассейне реки Вангыр на территории национального природного парка «Югыд ва» // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала. Сыктывкар, 2000. С. 157—158.

Стенина А. С. Диатомовые водоросли Пономаревского озера (Национальный природный парк «Югыд ва») // Ботанические исследования на охраняемых природных территориях Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2001. С. 37—49.

Стенина А. С., Патова Е. Н. Методика сбора, хранения и культивирования водорослей. Сыктывкар, 1999. 37 с.

Стенина А. С., Тетерюк Б. Ю., Патова Е. Н. Водоросли и высшие растения прибрежных экотонов озера в бассейне р. Вангыр на территории национального парка «Югыд ва» (Республика Коми) // Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала: Тез. науч.-практ. конф. (29 мая—1 июня 2000 г.). Сыктывкар, 2000. С. 158—160.

Стенина А. С., Тетерюк Б. Ю., Патова Е. Н. Растительные сообщества прибрежных экотонов озера в долине реки Вангыр на Приполярном Урале // Ботанические исследования на охраняемых природных территориях Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2001. С. 20—36.

Царенко П. М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев, 1990. 208 с.

Шубина В. Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. Л., 1986. С. 25—38.

Юнгер В. П., Мошкова Н. О. Едогонієві водорості (*Oedogoniales*) // Визначник прісноводних водоростей України. Київ, 1993. Вип. 7. 412 с.

Ярушина М. И. Водоросли водоемов и водотоков восточного макросклона Полярного Урала // Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург, 2004. С. 18—56.

Ярушина М. И., Танаева Г. В., Еремкина Т. В. Флора водорослей водоемов Челябинской области. Екатеринбург, 2004. 308 с.

Anagnostidis K. Nomenclatural changes in cyanoprokaryotic order *Oscillatoriales* // Preslia. 2001. Vol. 73. N 4. P. 359—375.

Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3 — *Oscillatoriales* // Arch. Hydrobiol. 1988. Suppl. 80. H. 1—4. (Algological Studies 50—53). P. 327—472.

Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 5 — *Stigonematales* // Arch. Hydrobiol. 1990. Suppl. 86 (Algological Studies 59). P. 1—73.

Ettl H. Xanthophyceae. Teil 1 // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1978. 530 p.

Gerrath J. Some observations on polymorphism in populations of certain *Xanthidium* taxa // Nova Hedwigia. 1986. Bd 56. P. 143—158.

Handke K. Beobachtungen uber die Variationsbreite einiger Desmidiaceen (Befunde an Freilandmaterialien) // Nova Hedwigia. 1986. Bd 56. P. 167—188.

Hindák F. Biologické Práce. Studies on the Chlorococcal algae (*Chlorophyceae*). V. Bratislava, 1990. 225 p.

Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2 — *Chroococcales* // Arch. Hydrobiol. 1986. Suppl. 73. H. 2. (Algological Studies 43). P. 157—226.

Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4 — *Nosstocales* // Arch. Hydrobiol. 1989. Suppl. 82. H. 3. (Algological Studied 56). P. 247—345.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota I. *Chroococcales* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19 (1). Jena etc., 1998. 643 p.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota I. *Oscillatoriales* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19 (2). München, 2005. 643 p.

Lenzenweger R. Desmidiaceenflora von Österreich // Bibliotheca phycologica. Teil 1. Bd 101. Berlin—Stuttgart, 1996. 162 p.

Lenzenweger R. Desmidiaceenflora von Österreich // Bibliotheca phycologica. Teil 2. Bd 102. Berlin—Stuttgart, 1997. 216 p.

Lenzenweger R. Desmidiaceenflora von Österreich // Bibliotheca phycologica. Teil 3. Bd 104. Berlin—Stuttgart, 1999. 218 p.

Sladeček V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. 1973. Bd 7. H. 7. 218 p.

SUMMARY

Species diversity, taxonomic and ecological-geographical structure of algal flora in different types of water bodies in the middle stream of the Pechora River basin were studied. There were recorded 286 species (298 together with intraspecific taxa) from 7 divisions: *Cyanoprokaryota* — 125 (130), *Euglenophyta* — 2, *Chrysophyta* — 2, *Xanthophyta* — 9, *Rhodophyta* — 4, *Chlorophyta* — 142 (147), *Charophyta* — 2. The highest species diversity of algae was found water bodies of the Malyi Patok River basin. 105 algae species were added to the algal flora of Subpolar Ural water bodies. The algal flora of the studied water bodies is fresh-water, plankton-benthic, dominated by cosmopolitan species indifferent to water acidity and salinity.

УДК 581.526.33 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 7

© В. А. Смагин

СОЮЗ CARICION DAVALLIANAE НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. A. SMAGIN. ALLIANCE CARICION DAVALLIANAE IN THE NORTH-WESTERN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: amgalan@list.ru
Поступила 11.07.2007
Окончательный вариант получен 23.08.2007

Приведена синтаксономия и характеристика сообществ болот Северо-Запада европейской части России, отвечающих признакам союза Caricion davallianae Klika 1934 класса Scheuchzerio-Caricetea nigrae (Nordh. 1936) Tx. 1937. Представлены 3 ассоциации союза, известные на болотах Центральной Европы, и выделена еще одна, характерная исключительно для рассматриваемого региона. По территории Северо-Запада России проходит восточная граница распространения сообществ данного союза.

Ключевые слова: классификация, растительность, евтрофные болота, Северо-Запад Европейской России, союз Caricion davallianae, восточная граница ареала.

Растительность евтрофных болот, на которых произрастают *Schoenus ferrugineus, Carex hostiana, C. lepidocarpa* и еще ряд видов, свойственных «extremely rich fens» Центральной Европы, была описана сотрудниками Болотного отряда Северо-Западной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН на болотах западной части Ленинградской и Псковской областей и стран Балтии. Классификация этих сообществ была опубликована (Боч, Смагин, 1993). Собранный позднее материал по растительности евтрофных болот внутренних районов Европейской России дал возможность по-новому взглянуть на выполненную ранее классификацию, уточнить границы союза как синтаксономические, так и географические. В конспективном виде, в общем обзоре растительности открытых евтрофных болот эти ассоциации рассматривались нами ранее (Смагин, 2004). В данной статье будет дана более обстоятельная их характеристика и сравнение с зарубежными описаниями.

К союзу Caricion davallianae Klika 1934 отнесены растительные сообщества травяных и травяно-гипновых евтрофных болот, в составе которых присутствуют его диагностические виды и отсутствуют виды, составляющие устойчивую группу, служащую ядром диагностической группы союза Bistorto—Caricion diandrae Smagin 2004, географически замещающего Caricion davallianae на евтрофных болотах, расположенных восточнее рассматриваемого региона.

Всего на болотах России нами отмечены 4 ассоциации союза, 3 из которых описаны в Европе, четвертая же имеет переходный характер и встречена исключительно в пределах России на границе ареала союза. На территории России все отмеченные ассоциации составляют своеобразный географический ряд по удаленности от центра ареала союза к восточному пределу распространения и соответственно по степени утраты его флористического ядра.

Порядок *CARICETALIA DAVALLIANAE* Br.-Bl. 1949

Диагностические виды: *Carex dioica, C. flava, C. capillaris, Eriophorum latifolium*,, *Sesleria varia, Eleocharis quinqueflora, Juncus triglumis, J. alpino-articulatus, Pinguicula vulgaris, Parnassia palustris, Primula farinosa, Equisetum variegatum, Limprichtia revolvens, Campylium stellatum, Fissidens adiantoides.*

Союз Caricion davallianae Klika 1934

Диагностические виды: *Schoenus nigricans, S. ferrugineus, Blysmus compressus, Carex hostiana, C. lepidocarpa, C. tumidicarpa, C. pulicaris, Eriophorum latifolium, Baeothryon alpinum, Tofieldia calyculata, Epipactis palustris, Dactylorhiza incarnata, D. majalis, Liparis loeselii, Triglochin palustre.*

Данный список диагностических видов порядка и союза приведен в одной из обстоятельных монографий по классификации болотной растительности Центральной Европы (Steiner 1992).

1. Асс. Primulo—Schoenetum ferruginei (Koch 1926) Oberdorfer 1957 (табл. 1).

Синонимы: *Schoenetum ferruginei* (Koch 1926) Vollmar 1947.

Диагностические виды: *Schoenus ferrugineus, Sesleria caerulea* + диагностические виды союза. Для ассоциации не характерны: *Carex flava, Equisetum palustre, Angelica sylvestris, Crepis paludosa,* постоянно присутствующие в составе сообществ остальных 3 ассоциаций.

Морфология. Для сообществ ассоциации характерно 2-ярусное строение. Верхний травяной ярус, как правило, довольно густой. Обычно его суммарное проективное покрытие превышает 30 %, чаще всего — 40—45 %. В большинстве сообществ доминирует *Schoenus ferrugineus*, в роли содоминанта часто выступает *Molinia caerulea*, реже *Carex panicea* и *C. hostiana*. Для большинства сообществ характерен моховой ярус с покрытием 60—90 %, образованный *Campylium stellatum, Limprichtia cossoni, Scorpidium scorpioides*, реже *Calliergonella cuspidata, Drepanocladus sendtneri*. Подъярус болотного разнотравья из *Menyanthes trifoliata* исключительно редок.

География. На территории России сделано 9 описаний. Пять сообществ описано в Изборской котловине (Печорский р-н Псковской обл.) и 4 — на небольших болотах в долине р. Шингарки, в Ломоносовском р-не Ленинградской обл. (см. рисунок). Для характеристики ассоциации использованы описания, сделанные на болотах западной Латвии (район Кемери, на болоте вокруг озер Каниера, Стикли и

ТАБЛИЦА 1

Ассоциации союза Caricion davallianae на Северо-Западе России
и сопредельных территориях

Ассоциация	Primulo—Schoenetum ferruginei (Koch 1926) Oberdorfer 1957			Caricetum hostianae Issler 1932	Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968		Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii ass. nov. hoc loco
Субассоциация		var. Carex dioica	var. Eleocharis quinqueflora		**caricetosum paniceae** subass. nov.	**caricetosum lepidocarpae** subass. nov.	
Число описаний	23	9	14	16	20	25	16
D ассоциаций							
Schoenus ferrugineus	V^{2}	V3	V2	I^{+}	+$^{+}$		
Carex hostiana	IV^{1}	III1	IV1	V^{2}	II^{1}		
C. lepidocarpa	IV^{1}	III1	II1	I^{+}	V^{2}		
C. panicea	IV^{1}	IV1	IV+	V^{2}	V^{1}	V^{1}	+$^{+}$
C. flava	I^{+}	I+	I+	IV^{1}	III^{1}	V^{1}	V^{2}
Eriophorum latifolium	IV^{1}	IV1	IV+	IV^{+}	IV^{1}	IV^{1}	V^{1}
D Caricion davallianae							
Potentilla erecta	V^{1}	V1	V1	V^{1}	V^{1}	III^{1}	V^{1}
Molinia caerulea	IV^{1}	IV2	III2	IV^{1}	III^{1}	II^{+}	II^{+}
Campylium stellatum	IV^{2}	IV2	IV1	III^{3}	III^{2}	III^{2}	III^{1}
Primula farinosa	V^{1}	V1	V1	IV^{1}	III^{+}	III^{1}	I^{+}
Cirsium palustre	II^{+}	I+	II+	III^{+}	II^{+}	III^{+}	IV^{+}
Briza media	II^{+}	III+	++	III^{+}	III^{+}	II^{+}	III^{1}
Juncus articulatus	+$^{+}$	II+	++	II^{+}	III^{+}	II^{+}	III^{+}
Triglochin palustre	II^{+}	II+	II+	II^{+}	II^{+}	II^{+}	I^{+}
Dactylorhiza longifolia	+$^{+}$	I+	++	II^{+}	I^{+}	I^{+}	+$^{+}$
Carex capillaris				III^{+}	I^{+}	II^{+}	I^{+}
Succisa pratensis	III^{1}	IV1	III+	III^{1}	II^{+}	III^{1}	
Limprichtia cossoni	III^{4}	III3	IV3	II2	III^{3}	III^{2}	
Pinguicula vulgaris	IV^{+}	V1	IV+	IV^{+}	III^{+}	+$^{+}$	
Eleocharis quinqueflora	II^{1}		III1	I^{+}	+$^{+}$	II^{+}	
Sesleria caerulea	III^{+}		IV+	I^{1}	I^{1}	r^{+}	
Juncus alpino-articulartus	+$^{+}$	I+	++	+$^{+}$	+$^{+}$	I^{+}	
Blysmus compressus						II^{1}	
D Caricion davallianae; Bistorto—Caricion diandrae							
Epipactis palustris	IV^{1}	V1	IV1	III^{+}	IV^{1}	III^{1}	IV^{1}
Equisetum palustre	II^{+}	II+	II+	IV^{1}	III^{1}	III^{1}	V^{2}
Parnassia palustris	III^{+}	IV+	II+	I^{+}	II^{+}	II^{+}	V^{+}
Carex dioica	I^{+}	II+	++	II^{+}	II^{+}	II^{+}	II^{+}
Dactylorhiza incarnata	II^{+}	II+	II+	I+	II^{+}	III^{1}	II^{+}
Crepis paludosa				II^{+}	II^{+}	II^{+}	III^{1}
Angelica sylvestris				II^{+}	r^{+}	II^{+}	IV^{+}

Ассоциация	Primulo—Schoenetum ferruginei (Koch 1926) Oberdorfer 1957			Caricetum hostianae Issler 1932	Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968		Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii ass. nov. hoc loco
Субассоциация		var. Carex dioica	var. Eleocharis quinqueflora		**caricetosum paniceae** subass. nov.	**caricetosum lepidocarpae** subass. nov.	
Число описаний	23	9	14	16	20	25	16
D ассоциаций							
D **Caricetalia davallianae** в центральной части его ареала							
Equisetum variegatum	II$^+$		III+	I$^+$			
Carex davalliana	I$^+$		II+	+$^+$			
C. flacca	II$^+$		IV+				
C. pulicaris						r$^+$	
Tofieldia calyculata	I$^+$		I+				
Pinguicula alpina	r$^+$		++				
Schoenus nigricans	r$^+$		++				
Limprichtia revolvens	I^1		III1			r^1	
Liparis loeselii	+$^+$		I+		+$^+$	r$^+$	
D **Bistorto—Caricion diandrae**							
Aulacomnium palustre	+$^+$	I+	++	I$^+$	I$^+$	r$^+$	IV^2
Tomentypnum nitens				I$^+$	III^1	II$^+$	IV^2
Sphagnum warnstorfii	r$^+$	I+		II^1	+.^{1}		III^3
Rumex acetosa	r$^+$	I+		+$^+$		+$^+$	II$^+$
Hamatocaulis vernicosus	+.^{1}	I+	++	I^1	II^2		III^3
Plagiomnium ellipticum	+$^+$	II+		I^1	r$^+$	II$^+$	III^1
Galium uliginosum	I$^+$	I+	++	I$^+$	III$^+$	III$^+$	IV$^+$
Pyrola rotundifolia	I$^+$	III+	++	I$^+$		+$^+$	II$^+$
Carex appropinquata	r$^+$		++		+$^+$	II$^+$	III$^+$
C. diandra	I$^+$	II+	++	+$^+$	I$^+$	+$^+$	+$^+$
Poa pratensis				+$^+$	II$^+$	II$^+$	II$^+$
Bistorta major							III$^+$
D **Caricion nigrae**							
Carex nigra	II$^+$	II+	I+	IV^1	III$^+$	III^1	I$^+$
Filipendula ulmaria	II$^+$	III+	III+	III^1	III$^+$	IV^1	IV^1
Geum rivale	+$^+$	II+		I$^+$	II$^+$	II$^+$	III^1
Luzula multiflora	r$^+$		++	I$^+$	r$^+$	+$^+$	I$^+$
Vicia cracca				II$^+$	I$^+$	I$^+$	III$^+$
Deschampsia cespitosa				I$^+$	I$^+$	II$^+$	III^1
Agrostis stolonifera				I$^+$	+$^+$	I$^+$	II$^+$
Potentilla anserina	r$^+$		++	I$^+$	+$^+$	I$^+$	
Coccyganthe flos-cuculi	r$^+$	I$^+$		+$^+$		II$^+$	II$^+$

Ассоциация	Primulo—Schoenetum ferruginei (Koch 1926) Oberdorfer 1957			Caricetum hostianae Issler 1932	Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968		Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii ass. nov. hoc loco
Субассоциация		var. Carex dioica	var. Eleocharis quinqueflora		**caricetosum paniceae** subass. nov.	**caricetosum lepidocarpae** subass. nov.	
Число описаний	23	9	14	16	20	25	16
D ассоциаций							
Viola palustris				+$^{+}$	+$^{+}$	I^{+}	III^{+}
V. epipsila				+$^{+}$	I+	r^{+}	II^{+}
Ranunculus acris				II^{+}	+$^{+}$	III^{+}	I^{+}
Cirsium heterophyllum	r^{+}		++		r^{+}	I^{+}	+$^{+}$
Geranium palustre					I^{+}	I^{+}	I^{+}
D **Scheuchzerio—Caricetea nigrae**							
Menyanthes trifoliata	II^{1}	II2	III1	III^{2}	IV^{2}	III^{2}	V^{2}
Carex rostrata	I^{+}	III+		IV^{+}	III^{1}	II^{+}	IV^{1}
Equisetum fluviatile	+	I+		I^{+}	II^{+}	III^{1}	III^{+}
Salix rosmarinifolia	IV^{+}	IV1	III+	V^{1}	IV^{+}	IV^{1}	IV^{+}
Calliergonella cuspidata	II^{1}	I2	III1	III^{2}	II^{1}	IV^{2}	II^{1}
Bryum pseudotriquetrum	I^{+}	I+	++	II^{1}	II^{+}	III^{1}	II^{1}
Epilobium palustre	I^{+}	I+	I+	I^{+}	+$^{+}$	I^{+}	II^{+}
Galium palustre	II^{+}	II+	II+	II^{+}	II^{+}	II^{+}	II^{+}
Comarum palustre	r^{+}		++	I^{+}	I^{+}	I^{+}	II^{+}
Pedicularis palustris	II^{+}		II+	I^{+}	I^{+}	II+	I^{+}
Thyselium palustre	II^{+}		III+	+$^{+}$	II^{+}	I^{+}	I^{+}
D **Phragmiti—Magnocaricetea**							
Phragmites australis	III^{1}	III1	III1	II^{+}	II^{1}	II^{+}	III^{1}
Cladium mariscus	I^{+}		II+		r^{+}	r^{+}	
Carex elata	+$^{+}$		I+	+$^{+}$	I^{+}	r^{1}	
Lysimachia vulgaris	r^{+}		++	I^{+}	+$^{+}$	I^{+}	+$^{+}$
Scutellaria galericulata	r^{+}		++		+$^{+}$	r^{+}	II^{+}
D **Caricion lasiocarpae**							
Eriophorum polystachion	I^{+}	I+	I+	I^{+}	+$^{+}$	III^{1}	
Carex chordorrhiza				+$^{+}$			II^{1}
C. limosa	+$^{+}$	I+		+$^{+}$	II^{+}	I^{+}	
Salix lapponum				+$^{+}$	I^{+}	+$^{+}$	+$^{+}$
Eriophorum gracile	I^{+}	I+	II+	+$^{+}$	+$^{+}$		
D **Alnetea glutinosae**							
Alnus glutinosa	r^{+}		++	I^{+}	I^{+}		
A. glutinosa подрост	I^{+}	I+	II+	I^{+}	III^{+}	+$^{+}$	+$^{+}$
Betula pubescens	+$^{+}$	II+		I^{+}	I^{+}	+$^{+}$	+$^{+}$

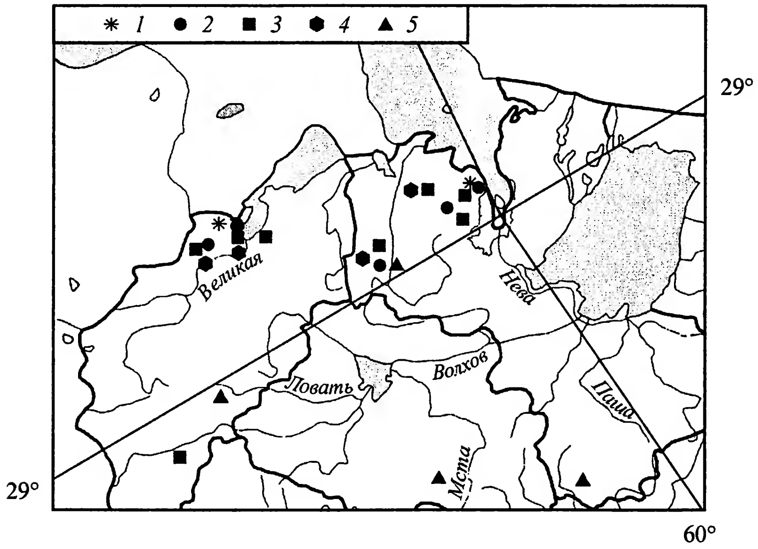
ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Ассоциация	Primulo—Schoenetum ferruginei (Koch 1926) Oberdorfer 1957			Caricetum hostianae Issler 1932	Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968		Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii ass. nov. hoc loco
Субассоциация		var. Carex dioica	var. Eleocharis quinqueflora		**caricetosum paniceae** subass. nov.	**caricetosum lepidocarpae** subass. nov.	
Число описаний	23	9	14	16	20	25	16
D ассоциаций							
Betula pubescens подрост	III^{1}	IV1	III1	III^{1}	III^{1}	III^{1}	III^{1}
Salix starkeana	r^{+}		++	II^{+}	I^{+}	I^{+}	$+^{+}$
S. cinerea	r^{+}		++	II^{+}	II^{+}	$+^{+}$	I^{+}
S. myrsinifolia	I^{+}	II+		III^{1}	II^{+}	II^{+}	III^{1}
Thelypteris palustris				I^{+}	III^{1}	r^{+}	$+^{+}$
Betula humilis	I^{+}	I+	I+	$+^{+}$		II^{+}	II^{+}
Frangula alnus	III^{+}	III+	III+	III^{+}	III^{+}	II^{+}	II^{+}
D **Oxycocco—Sphagnetea**							
Oxycoccus palustris				$+^{+}$	I^{+}	$+^{+}$	II^{+}
Drosera rotundifolia	$+^{+}$	I+	++	I^{+}	$+^{+}$	r^{+}	II^{+}
Sphagnum angustifolium				$+.^{+}$	r^{+}		I^{2}
Прочие виды							
Pinus sylvestris подрост	II^{1}	III1	III1	I^{+}	II^{1}	r^{+}	II^{+}
Alnus incana подрост	$+^{+}$	I+	++	I^{+}	I^{+}	II^{+}	I^{+}
Plagiomnium rostratum	r^{+}		++	I^{1}	r^{1}	r^{1}	I^{+}
P. elatum	$+^{+}$	II+		I^{1}	I^{1}	III^{1}	I^{+}
Centaurea jacea	$+^{+}$	I+		I^{+}	$+^{+}$	II^{4}	$+^{+}$
Juniperus communis	II^{+}	I+	III+	I^{+}	$+^{+}$	r^{+}	I^{+}
Climacium dendroides	r^{+}		++	I^{+}	I^{+}	r^{+}	$+^{+}$
Lathyrus palustris	r^{+}		++	I^{+}	r^{+}	I^{+}	
Prunella vulgaris	$+^{+}$	I+	++	II^{+}	I^{+}	I^{+}	
Philonotis fontana	$+^{+}$	I+	I+	$+^{+}$	$+.^{+}$	$+^{+}$	
Cratoneuron filicinum	I^{1}	II1		I^{+}	$+^{+}$	II^{1}	
Achillea millefolium	r^{+}		++	I^{+}	I^{+}	II^{+}	
Plagiomnium medium	I^{+}	I+	I+	$+^{+}$	r^{+}	$+.^{+}$	
Galium boreale	I^{+}	I+	++	II^{+}	I^{+}	$+^{+}$	
Picea abies подрост	I^{+}		I+	I^{+}	$+^{+}$		III^{1}
Pinus sylvestris	r^{+}		++	$+^{+}$	r^{+}		II^{+}
Melica nutans	r^{+}		++	$+^{+}$	r^{+}		I^{+}
Festuca rubra	r^{+}		++	$+^{+}$	r^{+}		$+^{+}$
Gymnadenia conopsea	$+^{+}$		I+	$+^{+}$		I^{+}	$+^{+}$
Listera ovata	r^{+}	I+		I^{+}		r+.	I^{+}
Polygala amarella	I^{+}	II+	++	II^{+}		III^{+}	I^{+}
Trisetum sibiricum	I^{+}	I+		$+^{+}$		r^{+}	I^{+}
Baeothryon alpinum				$+^{+}$	I^{+}	$+^{+}$	II^{1}
Salix aurita				I^{+}	I^{+}	$+^{+}$	II^{+}

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Ассоциация	Primulo—Schoenetum ferruginei (Koch 1926) Oberdorfer 1957			Caricetum hostianae Issler 1932	Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968		Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii ass. nov. hoc loco
Субассоциация		var. Carex dioica	var. Eleocharis quinqueflora		**caricetosum paniceae** subass. nov.	**caricetosum lepidocarpae** subass. nov.	
Число описаний	23	9	14	16	20	25	16
D ассоциаций							
Cardamine pratensis				$^+$+	r$^+$	I$^+$	I$^+$
Trollius europaeus				I$^+$	r$^+$	+$^+$	+$^+$
Scorpidium scorpioides	II^1	I+	III1	+^{1}	r$^+$		
Campanula glomerata	r$^+$		++	I$^+$	I$^+$		
Thuidium recognitum	r$^+$		++	$^+$+	+$^+$		
Carex buxbaumii	I$^+$	I1	++	$^+$+	+$^+$		
C. vaginata	I$^+$	I+	I+	+$^+$	r$^+$		
Rhamnus cathartica	r$^+$		++	+$^+$	r$^+$		
Lonicera baltica	r$^+$	I+		$^+$+		I$^+$	
Bistorta vivipara	$^+$+	II+		I$^+$		II$^+$	
Dactylorhyza fuchsii	r$^+$		++	++			+$^+$
D. maculata	+$^+$		I+		I$^+$	r$^+$	
D. traunsteineri				+$^+$	r$^+$		I$^+$
Cardamine amara	r$^+$	I+			r$^+$	+$^+$	
Linum catharticum	I$^+$		I+		+$^+$	r$^+$	
Rhinanthus minor	r$^+$		++		r$^+$	+$^+$	
Vaccinium vitis-idaea	r$^+$		++		+$^+$		+$^+$
Calliergon giganteum				+$^+$	r$^+$	II^1	
Taraxacum officinale				I$^+$	r$^+$	I$^+$	
Myosotis palustris				+$^+$		I$^+$	I$^+$
Tussilago farfara				+$^+$		II$^+$	II$^+$
Marchantia polymorpha				I$^+$		r$^+$	I$^+$
Melampyrum nemorosum				+$^+$		I$^+$	+$^+$
Rumex acetosella				+$^+$		r$^+$	+$^+$
Valeriana officinalis				+$^+$		II$^+$	$^+$+
Anthoxanthum odoratum				$^+$+		r$^+$	I$^+$
Caltha palustris					II$^+$	II$^+$	I$^+$
Calamagrostis neglecta					I$^+$	I$^+$	+$^+$
Carex cespitosa					+$^+$	II$^+$	+$^+$
Lathyrus pratensis					r$^+$	II$^+$	+$^+$
Ligularia sibirica	r+	I+	++				
Myrica gale	II+		IV1				
Juncus subnodulosus	I+		III1				

Примечание к табл. 1—5. Римскими цифрами даны классы постоянства видов: r — вид встречен менее чем в 5 % описаний; + — 5—10 %; I — >10—20 %; II — >20—40 %; III — >40—60 %; IV — >60—80 %; V — >80 %. Арабскими цифрами справа даны баллы среднего проективного покрытия: + — <1 %; 1 — 1—5 %; 2 — >5—15 %; 3 — >15—25 %; 4 — >25—50 %; 5 — >50 %. D — диагностические виды.



Распространение ассоциаций союза Caricion davallianae на территории России.

Ассоциации: 1 — Primulo—Schoenetum ferruginei, 2 — Caricetum hostianae, 3 — Caricetum paniceo-lepidocarpae caricetosum paniceae, 4 — Caricetum paniceo-lepidocarpae caricetosum lepidocarpae, 5 — Cariceto flavae—Eriophoretum latifoliae.

междюнных болотах восточнее оз. Энгури) и Эстонии (в заповеднике Вийдумаа на о-ве Сааремаа). В последнем случае описания делались на заболоченном приморском лугу, расположенном у подножия крутого уступа берега.

Экология. Ассоциация характерна для болот напорного и намывного питания богатыми кальцием водами. Ее сообщества располагаются на склоновых участках болот Изборской котловины и полностью покрывают площадь небольших, склоновых висячих болот долины р. Шингарки. Мощность торфяной залежи сильно варьирует, от нуля до 4 м.

Синсистематика. Географический анализ имеющихся описаний позволяет выделить 2 викарианта: Eleocharis quinqueflora и Carex dioica. Первый диагностируется группой видов, характерных для союза, в составе его сообществ представлено основное ядро этой группы. Отсутствует относительно небольшое число видов, свойственных Caricion davallianae в Центральной Европе. Здесь отсутствуют виды, диагностирующие Bistorto—Caricion diandrae, такие как *Carex diandra, Rumex acetosa, Pyrola rotundifolia.* Эта растительность близка к описанной М. Лайвиньш и Д. Сварс (1993) на болотах юго-западного побережья Рижского залива.

Для 2-го викарианта характерно присутствие видов, диагностирующих Bistorto—Caricion diandrae и еще более редуцированный набор видов из диагностической для рассматриваемого союза группы. Отсутствуют: *Eleocharis quinqueflora, Sesleria caerulea, Limprichtia revolvens, Scorpidium scorpioides, Equisetum variegatum, Carex flacca, Cladium mariscus, Herminium monorchis, Liparis loeselii, Carex davalliana, Juncus subnodulosus, Tofieldia calyculata.* Высокие показатели постоянства и покрытия в составе его сообществ имеют: *Triglochin palustre, Juncus articulatus, Equisetum palustre, Carex lepidocarpa, C. dioica, Briza media, Parnassia palustris, Dactylorhiza incarnata.* К первому относятся 14 описаний, сделанных в Балтии, ко второму — 9 описаний из Псковской и Ленинградской областей. Мы отказались от ранее (Боч, Смагин, 1987, 1993) выделенных субассоциаций myricetosum galis и caricetosum lasiocarpae. От первой, потому что она дифференцировалась исключительно только присутствием *Myrica gale*, видом широкой экологической амплитуды, не связанным со сколько-нибудь существенным изменением остального набора видов. Название же это было созвучно с названием другой ассоциации с *Schoenus ferrugineus*, имеющей иной видовой состав. Сообщества, отнесенные ко второй субассоциации, к союзу Caricion davallianae отношения не имеют, в их составе его диагностических видов нет.

Положение в горизонтальной структуре растительного покрова. Сообщества ассоциации или целиком покрывают площадь небольших болот, или соседствуют с ассоциациями Caricetum hostianae и C. paniceo-lepidocarpae. Располагаются преимущественно на склоновых участках, встречены и у подножия склонов, но в последнем случае везде отмечено влияние осушения.

2. Асс. Caricetum hostianae Issler 1932 (табл. 1).

Синонимы: Molinietum caeruleae caricetosum hostianae Koch 1926; Seslerietum uliginosae Балявичене 1991.

Диагностические виды: *Carex hostiana* + диагностические виды союза. Важный признак — отсутствие или единичная встречаемость в очень малом количестве *Schoenus ferrugineus*.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют 2 ярусное строение. Верхний травяной ярус с покрытием 20—65 % образован *Carex hostiana, C. panicea, C. lepidocarpa, Molinia caerulea*. Моховой ярус, как правило, сомкнутый, сложен *Campylium stellatum, Limprichtia cossoni, Calliergonella cuspidata*. Подъярус болотного разнотравья из *Menyanthes trifoliata* представлен далеко не во всех сообществах ассоциации.

География. Сообщества ассоциации встречены в Печорском р-не Псковской обл., они 6 раз были описаны на болотах Изборской котловины и 1 раз в котловине оз. Кучино. В Ленинградской обл. ассоциация была отмечена 6 раз. На болотах долины р. Шингарка (Ломоносовский р-н) описано 3 сообщества, в долинах р. Ижоры и Парицы (Гатчинский р-н) сделано по 1 описанию, и еще 1 сообщество было описано на висячем болоте в овраге вблизи кладбища в г. Луге (см. рисунок). На территории Балтии сделаны 3 описания, 2 в западной Латвии и 1 в Эстонии (Сааремаа).

Экология. Сообщества ассоциации встречаются на болотах богатого питания в местах выхода на поверхность известковых пород. Такими являются долины рек, разрезающих толщу ордовикских отложений Ижорского плато и глубокие озерные котловины. Мощность торфяной залежи под сообществами ассоциации варьирует от нуля до 5 и более метров.

Синсистематика. Все описанные сообщества не имеют различий, дающих основания для выделения внутриассоциационных единиц. Сравнение описаний, выполненных в разных районах, также свидетельствует об их однообразии.

Положение в горизонтальной структуре растительного покрова. Сообщества полностью занимают поверхность небольших болот, а на более крупных граничат с сообществами ассоциаций Primulo—Schoenetum ferruginei и Caricetum paniceo-lepidocarpae.

3. Асс. Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968.

Синонимы: Amblystegio stellati—Caricetum dioicae Osvald 1925 (по описаниям G. M. Steiner (1992) из Австрии и K. Dierssen, B. Dierssen (1984) из Шварцвальда); Molinietum caeruleae caricetosum paniceae Koch 1926; Molinietum caeruleae caricetosum paniceae Palczynski 1975; Caricetum fuscae Br.-Bl. 1915 (по описаниям

Ю. Балявичене, 1991); Carici Agrostietum caninae Tx. 1937 (по описаниям Ю. Балявичене, 1991).

Диагностические виды: *Carex flava, C. lepidocarpa, C. panicea, Dactylorhiza incarnata, Epipactis palustris, Eriophorum latifolium, Juncus articulatus, Pinguicula vulgaris, Parnassia palustris, Primula farinosa, Limprichtia cossonii, Campylium stellatum, Triglochin palustre.* Состав диагностических видов ассоциации сильно редуцирован по сравнению с таковым союза. Отсутствуют: *Carex davalliana, C. hostiana, Schoenus ferrugineus*, очень редко встречаются *Sesleria caerulea, Pinguicula vulgaris*.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют 2-ярусное строение. Верхний травяной ярус образован *Carex panicea, C. flava, C. lepidocarpa* (в соответствующей субассоциации), *C. nigra, Molinia caerulea, Equisetum palustre.* Подъярус болотного разнотравья бывает выражен не во всех сообществах, а там, где есть, образован из *Menyanthes trifoliata* и *Potentilla erecta*. Моховой ярус в большинстве описаний отмечен. В его сложении принимают участие: *Campylium stellatum, Limprichtia cossoni, L. revolvens, Calliergonella cuspidata, Plagiomnium rostratum*, реже — *Hamatocaulis vernicosus*.

География. Ассоциация, по сравнению с двумя предыдущими, довольно широко распространена в западной части Ленинградской и Псковской областей. Описания ее сообществ выполнены в Печорском (16 описаний), Куньинском и Псковском (по 1) районах Псковской обл. и в Гатчинском (16), Лужском (5) и Волосовском (2) районах Ленинградской обл., на территории Латвии (3) и Литвы (1).

Экология. Ассоциация встречается на болотах, питаемых водами с высокой концентрацией кальция. Наиболее типичным экотопом ее сообществ являются участки приозерных болот, расположенных в глубоких котловинах. Обычным их местообитанием также служат болота речных долин, прорезающих толщу карбонатных пород. Ассоциация характерна для заболачивающихся карьеров, где добывался известняк для строительства дворцов пригородов С.-Петербурга. Такие карьеры имеются в долинах р. Ижоры, вблизи пос. Пудость. Мощность подстилающей торфяной залежи варьирует от полного отсутствия торфа до 5 м.

Синсистематика. Ассоциация представлена 45 описаниями. Она делится на 2 субассоциации: Caricetum paniceo-lepidocarpae caricetosum paniceae и Caricetum paniceo-lepidocarpae caricetosum lepidocarpae.

Субасс. Caricetum paniceo-lepidocarpae caricetosum paniceae subass. nov. hoc loco (табл. 1). Представлена 25 описаниями, 14 из которых выполнено на территории Гатчинского р-на Ленинградской обл., на болотах в долинах рек Парицы (8), Ижоры (5), Черной (1). Описана в Лужском р-не на сплавине оз. Омчино (1) и на висячем болоте в овраге у кладбища в г. Луга (1), на болоте в западине у пос. Пятая гора в Волосовском р-не (1), в долине р. Шингарки в Ломоносовском р-не (1). В Псковской обл. 4 описания сделаны на болотах Изборской котловины и 1 в котловине оз. Кучино (Печорский р-н) и по 1 описанию в Псковском (у д. Тучино вблизи юго-восточного побережья Псковского оз.) и Куньинском (у оз. Девято) районах (см. рисунок). Число видов в сообществах 18—67, в среднем — 32.

Субасс. Caricetum paniceo-lepidocarpae caricetosum lepidocarpae subass. nov. hoc loco (табл. 1). Дифференцирующим видом является *Carex lepidocarpa*. Он же и доминирует во многих ее сообществах. Представлена 20 описаниями, более половины которых (11) выполнено в Печорском р-не Псковской обл., 10 — на болотах Изборской котловины и 1 — в котловине оз. Кучино. В Ленинградской обл.

описана 5 раз, трижды на сплавине вокруг оз. Омчино (Лужский р-н) и 2 раза у пос. Пятая гора (Волосовский р-н) (см. рисунок). Три описания сделаны на территории Латвии и 1 — Литвы. Число видов в сообществе 17—53, в среднем — 35.

Положение в горизонтальной структуре растительного покрова. Сообщества ассоциации занимают отдельные болотца и участки болот с плоской поверхностью. Они граничат с сообществами асс. Caricetum hostianae, C. appropinquatae (Koch 1926) Suo 1938.

4. Асс. **Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii ass. nov.** hoc loco (табл. 2, номенклатурный тип — оп. 8).

Диагностические виды: *Carex flava, Eriophorum latifolium, Parnassia palustris, Potentilla erecta, Equisetum palustre, Epipactis palustris, Angelica sylvestris, Crepis paludosa, Tomentypnum nitens, Aulacomnium palustre*, в восточной части ареала: *Bistorta major, Hamatocaulis vernicosus*. В ее составе отсутствует бóльшая часть диагностических видов союза Caricion davallianae. Специфической особенностью является постоянное присутствие диагностических видов союза Bistorto—Caricion diandrae, от ассоциаций которого она дифференцируется хоть и сильно редуцированной, но все же имеющейся группой диагностических видов Caricion davallianae. Ассоциация носит переходный характер и с равным основанием может быть отнесена к обоим союзам.

Морфология. Для сообществ ассоциации характерно 2-ярусное строение. Верхний травяной ярус с покрытием 30—45 % образуют *Carex flava, C. rostrata, Eriophorum latifolium, Equisetum palustre*. Сплошной моховой ярус формируют *Tomentypnum nitens, Hamatocaulis vernicosus, Aulacomnium palustre, Campylium stellatum, Sphagnum warnstorfii, S. angustifolium*. Разреженный подъярус болотного разнотравья из *Menyanthes trifoliata* представлен менее чем в половине из описанных сообществ.

География. Ассоциация — самая восточная из отнесенных к союзу Caricion davallianae. Она встречена в юго-восточной части Ленинградской обл., где описано 9 сообществ на 3 болотах, расположенных в долине р. Чагода, вблизи пос. Климово (Бокситогорский р-н). Три сообщества были обнаружены на болотах в овраге у кладбища в пределах г. Луга. Дважды ассоциация была описана в Бежаницком и 1 раз в Валдайском районах Псковской и Новгородской областей (см. рисунок). Одно описание было сделано на территории Литвы (Игналинский национальный парк).

Экология. Ассоциация характерна для склоновых хорошо дренированных ключевых болот. Как правило, ее сообщества покрывают всю поверхность небольших болот, реже склоновые участки более крупных. На южном берегу р. Чагоды они располагаются на террасированных, пересекаемых ручьем болотах, находящихся на довольно крутом склоне речной долины. На северном берегу встречены на плоском болоте у подножия склона, пересеченного густой сетью осушительных каналов. В овраге в пределах г. Луга они полностью покрывают поверхность небольшого висячего болота с довольно крутым склоном. На склоне висячего ключевого болота у д. Новотроицкое, ассоциация встречена на Валдае. В Литве ее описание выполнено на приозерном болоте, находящемся у подножия крутого склона озерной котловины.

Синсистематика. Ассоциация является наглядным примером классификационного континуума, она включает сообщества, имеющие переходные черты между союзами Caricion davallianae и Bistorto—Caricion diandrae. Ассоциация может быть подразделена на варианты по доминированию в моховом ярусе сфагновых или бриевых мхов.

ТАБЛИЦА 2

Ассоциация **Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii** ass nov.

Номер описания табличный	1	2	3	4	5	6	7	*8**	9	10	11	12	13	14	15	16			
Номер описания авторский	73	74	75	76	308	309	310	*311*	218	81	106	54	53	52	78	3			
Год	99	99	99	99	00	00	00	*00*	82	83	82	82	82	82	83	88			
Число видов	20	23	25	31	36	33	31	*43*	41	24	44	27	50	38	48	36			
Регион	Л	Л	Л	Л	Л	Л	Л	*Л*	Л	П	Н	Л	Л	Л	П	Ли			
Авторы / Число описаний	С	С	С	С	С	С	С	*С*	Б	Б	Б	К	Б	К	К	Б	16	10	6
D ассоциации / Вариант	**Hamatocaulis vernicosus**										**Sphagnum warnstorfii**								
Eriophorum latifolium	3	2	3	3			1	*+*	3	3	1	3	+	1	3	5	V^{1}	IV^{1}	V^{1}
Carex flava		10	10	15	10	5	15	*5*	3		3	3	1	1	3		V^{2}	V^{2}	V^{1}
D var. **Hamatocaulis vernicosus**																			
Hamatocaulis vernicosus	80	75	35		45	25	20	*40*									III^{3}	V^{4}	
Tomentypnum nitens	3	3	10	5	15	20	30	*35*	10				+			+	IV^{2}	V^{2}	II^{+}
Plagiomnium ellipticum				5	10	25	20				5	5		1			III^{1}	III^{2}	II^{1}
Epipactis palustris	+	3	10	8	3	5	12	*8*							10	+	IV^{1}	V^{2}	II^{1}
Bistorta major	+	+		+	+	+	+	*2*			8						III^{+}	V^{+}	I^{1}
Parnassia palustris	+	1	1	+	+	+	2	*+*	5		+				3		V^{+}	V^{+}	II^{+}
Angelica sylvestris	+	+	1	1	1	+	1	*1*				1	1				IV+	V^{+}	II^{+}
D var. **Sphagnum warnstorfii**																			
Sphagnum warnstorfii			20	15				*15*			55	45	20	40	40	60	III^{3}	II^{2}	V^{4}
S. angustifolium													60		55		I^{2}		II^{2}
Drosera rotundifolia										1		+		+	3	+	II^{+}		III^{+}
Oxycoccus palustris			0					*1*		+			+		3	5	II^{+}	II^{+}	III^{1}
Briza media							1	*1*	10		3	+	+	1		1	III^{1}	II^{+}	V^{1}
Molinia caerulea									+	+			5		1		II^{+}	I^{+}	II^{1}
Coccyganthe flos-cuculi									+		+		+		1	+	II^{+}	I^{+}	IV^{+}
Primula farinosa												+	1	3			I^{+}		III^{+}

D **Scheuchzerietalii palustris**																			
Menyanthes trifoliata	3	1	1	8	8	15		*10*		25	15	1	15	15	20	10	V^2	V^2	V^2
Carex rostrata	5	10		5	5			*5*		+	1	10	5	3	3	10	IV^1	IV^1	V^1
Equisetum fluviatile					+	+		+	+	3	1				3	+	II$^+$	II$^+$	III$^+$
Salix rosmarinifolia	+	+		+	10	2	1	*5*			+			+	5	+	IV$^+$	V^1	III$^+$
Galium palustre				+	1	1	2			+					+		II$^+$	III$^+$	I$^+$
Epilobium palustre	+				+	+				+			1				II$^+$	II$^+$	I$^+$
D **Caricion davallianae**																			
Potentilla erecta		+	+	1	2	3	3	*5*	3		1	15	3	5	3	5	V^1	V^1	V^1
Filipendula ulmaria			1		3	2	+	*1*	3		8	3	3	3	1	5	IV^1	IV$^+$	V^1
Cirsium palustre		+	+		+	+		+	1			+	1	1		3	IV$^+$	IV$^+$	IV+
Juncus articulatus		1		2		+	1	*1*	+	+	+						III$^+$	IV$^+$	I$^+$
Campylium stellatum		5		5	10	35						10	10	15			III^1	III^2	III^1
Triglochin palustre	10							+		+				+			I$^+$	II^1	I$^+$
Cirsium oleraceum					1	1	+	*1*									II$^+$	III$^+$	
Carex capillaris		3							+								I$^+$	II$^+$	
Luzula multiflora									+		+						I$^+$	I$^+$	I$^+$
Carex panicea					3									1			I$^+$	I$^+$	I$^+$
Limprichtia cossonii										80				5			I$^+$	I^1	I$^+$
Dactylorhiza longifolia															3		+$^+$		I$^+$
Eleocharis quinqueflora														+			+$^+$		I$^+$
D **Caricion davallianae,** **Bistorto—Caricion diandrae**																			
Equisetum palustre	+	2	20	+	10	35	10	*10*	3		+	+	+	+		+	V^2	V^2	V$^+$
Crepis paludosa			1		1	0	1				1	5	5	15	1		III^1	III$^+$	IV^1
Dactylorhiza incarnata								*0*			+					1	II$^+$	I$^+$	II$^+$
Carex dioica					1			*2*							1		II$^+$	II$^+$	I$^+$
D **Bistorto—Caricion diandrae**																			
Aulacomnium palustre	10		30	60	3			*5*			40	10	+	5		10	IV^2	IV^2	V^2
Rumex acetosa	+			1							1		+			+	II$^+$	II$^+$	III$^+$
Galium uliginosum			1	1	1	1	2	+	3		+		+			I	IV$^+$	IV$^+$	III$^+$

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Номер описания табличный	1	2	3	4	5	6	7	*8**	9	10	11	12	13	14	15	16			
Номер описания авторский	73	74	75	76	308	309	310	*311*	218	81	106	54	53	52	78	3			
Год	99	99	99	99	00	00	00	*00*	82	83	82	82	82	82	83	88			
Число видов	20	23	25	31	36	33	31	*43*	41	24	44	27	50	38	48	36			
Регион	Л	Л	Л	Л	Л	Л	Л	*Л*	Л	П	Н	Л	Л	Л	П	Ли			
Авторы / Число описаний	С	С	С	С	С	С	С	*С*	Б	Б	Б	К	Б	К	К	Б	16	10	6
D ассоциации / Вариант	**Hamatocaulis vernicosus**										**Sphagnum warnstorfii**								
Carex appropinquata				1			3	*5*			+	1	+				II^{+}	II^{1}	III^{+}
Pyrola rotundifolia								*1*					+	10	5		II^{+}	I^{+}	III^{+}
Poa pratensis								*2*			1				1		II^{+}	I^{+}	II^{+}
Luzula pilosa												+	+	+			I^{+}		II^{+}
Caltha palustris															3	+	I^{+}		II^{+}
Saxifraga hirculus				+													+$^{+}$	I^{+}	
Paludella squarrosa													+				+$^{+}$		I^{+}
D Caricion nigrae																			
Carex nigra									3				+		3		I^{+}	I^{+}	II^{+}
Viola epipsila					+	1		*1*				5	5	1	1		III^{+}	II^{+}	IV^{1}
V. palustris									1		5					1	II^{+}	I^{+}	II^{1}
Deschampsia cespitosa		1	5		+	3	3	*2*	10								III^{1}	IV^{1}	
Geum rivale		+		+					3		5		8		3	1	III^{1}	II^{+}	IV^{1}
D Caricion lasiocarpae																			
Carex lasiocarpa										5					3		I^{+}	I^{+}	I^{+}
C. chordorrhiza	20			3						3					5		II^{1}	II^{1}	I^{+}
Baeothryon alpinum	1	3	3	5						+							II^{1}	III^{1}	
Прочие виды																			
Betula pubescens подрост			+		10	1	1	*5*		+	+		+		3	+	IV^{1}	IV^{1}	IV^{1}
Picea abies подрост					+	+	2	+				10	5	+			III^{1}	III^{+}	III^{1}

Salix myrsinifolia					1	5	5	*3*	1				+	1			III^1	III^1	II$^+$
Phragmites australis	1	1		3				*12*		+		1				1	III^1	III^1	II$^+$
Vicia cracca						+		+	+		1		+			+	III$^+$	II$^+$	III$^+$
Calliergonella cuspidata				5	5		15		5								II^1	II^1	
Pinus sylvestris подрост			+			1	1	*3*						+			II$^+$	III$^+$	I$^+$
Betula humilis	+		2	+				+									II$^+$	III$^+$	
Frangula alnus						+	+	*1*				+		+			II$^+$	II$^+$	II$^+$
Scutellaria galericulata							+	+	+		+						II$^+$	II$^+$	I$^+$
Bryum pseudotriquetrum					10		15										I^1	II^1	
Salix aurita									1		1		+				I$^+$	I$^+$	II$^+$
Agrostis stolonifera									3		1		+				I$^+$	I$^+$	II$^+$
Comarum palustre									+		+				3		I$^+$	I$^+$	II$^+$
Pinus sylvestris					+								1		1		I$^+$	I$^+$	II$^+$
Tussilago farfara						+	+	+									I$^+$	II$^+$	
Ranunculus acris											1		+	1			I$^+$		III$^+$
Polygala amarella												+	+	+			I$^+$		III$^+$
Dactylorhiza traunsteineri												1	+	3			I$^+$		III$^+$

Примечание. Арабскими цифрами дано проективное покрытие видов (%). Регион: Л — Ленинградская обл., П — Псковская обл., Н — Новгородская обл., Ли — Литва. Авторы описаний: Б — М. С. Боч, К — Е. О. Кузьмина, С — В. А. Смагин. В 2 описаниях встречены (в скобках покрытие, %): *Melica nutans* 2 (+), 3 (+); *Cardamine pratensis* 2 (+), 4 (+); *Ligularia sibirica* 3 (+), 4 (1); *Geranium palustre* 10 (5), 15 (+); *Alnus incana* (подрост) 10 (3), 14 (+); *Anthoxanthum odoratum* 10 (+), 15 (+); *Salix cinerea* 10 (3), 12 (+); *Prunella vulgaris* 10 (+), 15 (+); *Myosotis palustris* 9 (+), 10 (+); *Juncus effusus* 9 (1), 14 (+); *Listera ovata* 12 (+), 14 (1); *Thyselium palustre* 14 (3), 15 (1); *Pedicularis palustris* 14 (3), 15 (+); *Polytrichum strictum* 14 (5), 15 (5); *Trisetum sibiricum* 5 (1), 6 (1); *Salix pentandra* (подрост) 5 (1), 8 (+); *Juniperus communis* 6 (+), 7 (+); *Marchantia polymorpha* 12 (1), 15 (+); *Plagiomnium rostratum* 9 (3), 12 (5); *Plagiomnium elatum* 9 (2), 12 (5), *Geum urbanum* 11 (3), 13 (3), *Alnus glutinosa* (подрост) 12 (3), 13 (1); *Carex paniculata* 12 (+), 13 (+); *Lysimachia vulgaris* 12 (+), 13 (+). В 1 описании встречены: *Dactylorhiza fuchsii* 1 (+), *Lathyrus pratensis* 3 (1), *Cirsium heterophyllum* 3 (1), *Stellaria crassifolia* 5 (1), *Carex paupercula* 8 (2), *Rubus saxatilis* 8 (+), *Ranunculus repens* 9 (+), *Centaurea jacea* 9 (+), *Geranium pratense* 9 (+), *Carex pallescens* 9 (1), *Trollius europaeus* 9 (1), *Sphagnum squarrosum* 9 (5), *Knautia arvensis* 9 (+), *Nardus stricta* 9 (+), *Leontodon autumnalis* 9 (+), *Linum catharticum* 9 (+), *Eriophorum gracilis* 9 (3), *Carex limosa* 9 (5), *Andromeda polifolia* 9 (+), *Drosera anglica* 9 (+), *Thyselium palustre* 9 (+), *Sarmenthypnum sarmenthosum* 9 (5), *Cinclidium stygium* 9 (5), *Climacium dendroides* 11 (+), *Carex cespitosa* 11 (+), *Calamagrostis neglecta* 11 (1), *Valeriana officinalis* 11 (+), *Salix pentandra* 11 (+), *Rumex acetosella* 12 (+), *Vaccinium vitis-idaea* 13 (+), *Salix starkeana* 13 (1), *Lathyrus palustris* 14 (1), *Viccia cracca* 14 (1), *Calamagrostis canescens* 14 (5), *Betula pubescens* 15 (8), *Picea abies* 15 (1), *Populus tremula* 15 (+), *Salix lapponum* 15 (15), *Baeothryon cespitosum* 15 (5), *Platanthera bifolia* 15 (1), *Melampyrum nemorosum* 15 (5), *Carex diandra* 15 (3), *Festuca rubra* 15 (1), *Gymnadenia conopsea* 15 (3), *Ranunculus auricomus* 16 (+), *Leontodon hispidus* 16 (+), *Thelypteris palustris* 16 (+).

Вар. Hamatocaulis vernicosus характеризуется доминированием в моховом ярусе бриевых мхов. Он представлен 10 описаниями, сделанными на 3 болотах, расположенных по обоим берегам р. Чагоды вблизи пос. Климово и у оз. Билец, а также на приозерном болоте в Псковской обл.

К варианту Sphagnum warnstorfii отнесено 6 сообществ, встреченных в Новгородской, Псковской областях, юго-западной части Ленинградской обл. и Литве.

Обычно сообщества подобных вариантов отличаются и по составу сосудистых растений, отражающему заметные различия в свойствах экотопа. В данном случае варианты представлены сообществами из разных частей ареала ассоциации. Поэтому некоторые различия в их видовом составе обусловлены географическим положением. К варианту Sphagnum warnstorfii отнесены почти все сообщества ассоциации, встреченные в западной части ареала, а к варианту Hamatocaulis vernicosus — в восточной. Нахождение ряда видов в составе их дифференцирующих групп (табл. 2) объясняется только географическим положением описанных сообществ, типичным примером чего являются *Molinia caerulea* и *Bistorta major*. Малое число описаний не позволяет быть уверенным в диагностической надежности и некоторых других видов, имеющих разное значение константности и обилия в составе этих вариантов. Кроме мхов, с уверенностью к диагностическим видам варианта Sphagnum warnstorfii можно отнести виды, связанные со сфагновым покровом *Oxycoccus palustris* и *Drosera rotundifolia.*

Положение в горизонтальной структуре растительного покрова. Бóльшая часть описаний ассоциации выполнена на болотах, полностью покрытых ее сообществами. Иногда она граничит с сообществами асс. Caricetum appropinquatae (Koch 1926) Soo 1938, занимающими участки у подножий склонов висячих болот. Обычно же граничит с лесной растительностью, окружающей небольшие ключевые болота.

Синтаксономия и ботанико-географическое положение ассоциаций союза Caricion davallianae

Центр ареала рассмотренной в статье растительности находится в Центральной Европе, на территорию России она лишь заходит. Поэтому для лучшего понимания ее ботанико-географической специфики и синтаксономии необходимо дать краткий обзор работ европейских исследователей.

Единство взглядов на синтаксономическое место данной растительности проявляется разве что в отнесении к классу Scheuchzerio—Caricetea nigrae (Nordhagen 1936) Tx. 1937. По поводу отнесения ее к синтаксономическим единицам более низкого уровня мнения сильно варьируют. Некоторые рассматривают эту растительность в ранге порядка Caricetalia davallianae Br.-Bl. 1949, но такой ее статус признается далеко не всеми последователями этого направления в классификации растительности. Многие признают только союз Caricion davallianae, выделенный в 1934 г. Klika в составе порядка Caricetalia fuscae (Koch 1926) Nordhagen 1936 em. Br.-Bl. 1949, а некоторые рассматривают его ассоциации в рамках союза Caricion fuscae Koch 1926 em. Nordhagen 1936 того же порядка. У тех же, кто признает за этой растительностью статус порядка, нет согласия в его названии. Называют его еще Tofieldietalia Preising, Oberdorfer 1949 (Oberdorfer 1957, Rybníček 1974). Большинство тех, кто его признает, считает, что порядок включает 1 союз, но эту точку зрения разделяют не все. Так, Rybníček (1974) выделяет в составе порядка 2 союза: Caricion demissae Rybníček 1964 и Sphagno—Tomenthypnion Dahl 1957. К ним он относит растительность евтрофных горных болот Чехословакии. Klaus и Barbara Dierssen (2001) растительность богатых горных болот предлагают отнести к союзу Caricion atrofusco-saxatilis.

В качестве диагностических и характерных видов порядка называли разные виды, но наиболее устойчивое их ядро хорошо выкристаллизовывается из сравнения приводимых в разных работах списков. Это — *Carex capillaris, C. davalliana, C. hostiana, C. flava, C. lepidocarpa, C. pulicaris, Eleocharis quinqueflora, Eriophorum latifolium, Epipactis palustris, Juncus alpino-articulatus, Primula farinosa, Pinguicula vulgaris, Parnassia palustris, Tofieldia calyculata, Campylium stellatum.* Только то растительное сообщество, в составе которого встречена бóльшая часть видов этой группы, можно отнести к союзу Caricion davallianae. Ареал большинства из них и соответственно растительности рассматриваемых порядка и союза ограничен Центральной Европой, и граница союза лишь частично заходит в Восточную и Северную Европу. При этом до периферии ареала союза часть диагностических видов не доходит, и отмеченные там сообщества следует рассматривать как географические викарианты центральноевропейских ассоциаций или в ранге отдельных ассоциаций, имеющих ареал более ограниченный по сравнению с союзом в целом.

В европейской литературе принят широкий взгляд на распространение этого союза и его ассоциаций, как охватывающее всю Европу, включая Восточную и Северную. В частности, он отчетливо выражен в монографии G. M. Steiner (1992), судя по приводимой им синонимике ассоциаций и по тем описаниям, которые принимаются за номенклатурный тип для центральноевропейских ассоциаций. Вопрос о распространении и синонимах тех или иных ассоциаций, выделенных в рамках европейской флористической школы, очень запутан. Так обстоит дело и с ассоциациями, относимыми (часто напрасно) к Caricion davallianae. Чтобы разобраться в этом и уточнить синтаксономическое и ботанико-географическое место описанных на территории России в рамках этого союза синтаксонов, нами был проведен сравнительный анализ видового состава одноименных или принимаемых за синонимы (Steiner, 1992) ассоциаций. Он дан в табл. 3—5.

В табл. 3 приведены для сравнения синтаксоны с участием *Schoenus ferrugineus*, описанные в разных частях Европы, в том числе и асс. Primulo—Schoenetum ferruginei, рассмотренная в настоящей статье. Ранее обзор растительности с *Schoenus ferrugineus* для болот Скандинавии и Эстонии приводился в работе C. Tyler (1981), где она была отнесена к 5 ассоциациям: Primula—Schoenus ferrugineus, Oxycoccus—Schoenus ferrugineus, Myrica—Schoenus ferrugineus, Trichophorum—Schoenus ferrugineus, Thalictrum—Schoenus ferrugineus. При определении синтаксономического места этих ассоциаций в центральноевропейской синтаксономической системе Tyler отмечает, что Myrica—Schoenus ferrugineus и Trichophorum—Schoenus ferrugineus следовало бы включить в состав иного порядка, а не Tofieldietalia, но подходящих синтаксонов для этого в данной системе не выделено. Еще менее, по мнению автора, подходит для включения в упомянутый порядок Thalictrum—Schoenus ferrugineus. Сообщества с *Schoenus ferrugineus* Альп и северной Фенноскандии, как отмечает Tyler (1981), отличаются не только группами дифференцирующих видов, но практически по всему видовому составу. Primulo—Schoenetum ferruginei Oberd 1957 (= Primula—Schoenus ferrugineus ass. Tyler), по мнению Tyler, основанному на анализе работ германских исследователей, распространена от Альп до Эстонии и южной Швеции, но различия в видовом составе сообществ

ТАБЛИЦА 3

Синтаксоны растительности с *Schoenus ferrugineus* на болотах Центральной, Северной и Восточной Европы (по литературным данным)

Ассоциация	Primulo—Schoenetum ferruginei (Koch 1926) Oberdorfer 1957				Schoenetum ferruginei (Koch 1926) Vollmar 1947	Schoenetum nigricantis Koch 1926	Schoenetum ferruginei Du Rietz 1925	Primulo—Schoenetum ferruginei (Koch 1926) Oberdorfer 1957		Primula—Schoenus ferrugineus			
Субассоциация (вариант)						schoenetosum ferruginei Koch 1926							
Регион	Ленинградская обл.	Псковская обл.	Латвия	Эстония	Австрия	Германия	Германия (Шварцвальд)	Австрия	Латвия	Эстония	Швеция		
Автор публикации	Настоящая				Steiner 1992	Koch 1926	Dierssen, Dierssen 1984	Krisai 1975	Лайвиньш, Сварс 1993	Lippmaa 1931, Tomson 1937 (по Tyler 1981)	Larsson 1967 (по Tyler 1981)	Albertson-Larsson 1960 (по Tyler 1981)	Bonde, Nilsson 1971 (по Tyler 1981)
Виды													
Schoenus ferrugineus	V	V	V	V	V	V	V	V	V	5	V	V	V
Carex panicea	IV	III	III	V	II	II	IV	IV	V	4		IV	III
Campylium stellatum	III	IV	III	IV	IV		V	II	V	2	V	V	V
Molinia caerulea	V	IV	III	III	V	V	V	IV	IV	4	IV		V
Pinguicula vulgaris	IV	V	III	V	II	IV	IV	II	II	4	I	II	III
Eriophorum latifolium	V	II	IV	III	III	II		III	II			II	III
Potentilla erecta	IV	V	V	IV	V	V	V	IV	V	4	II	III	V
Carex hostiana	IV	II	IV	V	II	II	III	V	IV	4			II
C. flacca			IV	III	I		+		IV				
C. pulicaris						I	II						IV
C. lepidocarpa	II	III	IV					IV	II		II	V	
Succiza pratensis	V	III	II	III	III	V	V	IV	III	3	II		V
Equisetum palustre	IV			III	III	I		II	II	3			III
Fissidens adianthoides	IV	II	IV	III	I		V	III	II		IV	IV	V
Carex davalliana				III	II	II	III	II					
Valeriana dioica					II	I	III	II					
Tofieldia calyculata				III	II	II		III		4			

Leontodon hispidus					I	IV	+	III					
Schoenus nigricans				I	I	II							
Eleocharis quinqueflora			IV	II	I	I			I				
Primula farinosa	V	V	IV	V	IV	IV	III	III	IV	5		I	IV
Parnassia palustris	III	IV	III	I	III	III	II	IV	III	3	I	V	III
Linum catharticum			I	II	I	IV	+	IV	I	3	II	II	III
Briza media		IV	I		I	IV	II		+				
Cirsium palustre		II	I	II	II		III	I	+		II	IV	II
Juncus articulatus	II		I		I	I		II	+	3			II
Epipactis palustris	IV	V	IV	III	I			IV	IV	4	V	I	II
Carex flava		I	I	II	I		II		II				
Calliergonella cuspidata	II		III	I	I		III		III		IV	II	III
Frangula alnus	II	IV	IV	III		I		II	II				
Carex dioica	II	II		I		I			II	3		II	I
Limprichtia revolvens			II	I	III		III		V	2	V	V	V
Selaginella selaginoides													
Tofieldia pusilla													
Bartsia alpina					I								
Drepanocladus badius													
Erica tetralix													III
Riccardia pinguis											II	V	
Andromeda polifolia								r	+				
Betula nana													
Calliergon trifarium												II	
Euphrasia frigida													
Baeothryon cespitosum					I								
B. alpinum					I			r				III	
Scorpidium scorpioides		I	III	III	I			II	IV	3		I	
Eriophorum polystachion		I		II	II		II	r	II	2			
Carex lasiocarpa						I	II	III	I				
Menyanthes trifoliata	III	II		III	I			II	II	2		II	
Myrica gale			V	III					II				
Rhynchospora alba								III					
Limprichtia cossoni								IV					
Carex oederi													

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Ассоциация	Primulo—Schoenetum ferruginei (Koch 1926) Oberdorfer 1957				Schoenetum ferruginei (Koch 1926) Vollmar 1947	Schoenetum nigricantis Koch 1926	Schoenetum ferruginei Du Rietz 1925	Primulo—Schoenetum ferruginei (Koch 1926) Oberdorfer 1957		Primula—Schoenus ferrugineus			
Субассоциация (вариант)						schoenetosum ferruginei Koch 1926							
Регион	Ленинградская обл.	Псковская обл.	Латвия	Эстония	Австрия	Германия	Германия (Шварцвальд)	Австрия	Латвия	Эстония	Швеция		
Автор публикации	Настоящая				Steiner 1992	Koch 1926	Dierssen, Dierssen 1984	Krisai 1975	Лайвиньш, Сварс 1993	Lippmaa 1931, Tomson 1937 (по Tyler 1981)	Larsson 1967 (по Tyler 1981)	Albertson-Larsson 1960 (по Tyler 1981)	Bonde, Nilsson 1971 (по Tyler 1981)
Виды													
Thyselium palustre			III	II				+	I				
Utricularia intermedia			III	III				+	II				
Oxycoccus palustris								r				V	III
Carex limosa		II								2		I	
Phragmites australis	II	III	V	II	II	III	III	V	IV		V	I	V
Salix rosmarinifolia	IV	V	IV	I			III		III				
Equisetum fluviatile		II			I	I							
Carex rostrata	IV	I			I				I	2		II	
C. chordorrhiza													
Drosera anglica		II	I	II		III		IV		2		I	I
D. rotundifolia		I		I				III			IV	V	III
Bryum pseudotriquetrum		II	I		I		III		+		IV	IV	IV
Carex elata			II			II		V			II		
Dactylorhiza incarnata	IV		III			I	+	I	II				
Carex nigra	III	II		II	I			r	II				
Angelica sylvestris						I		+					
Filipendula ulmaria	IV	I	III	II		I		II	+				
Lysimachia vulgaris						I		II					

Tomentypnum nitens					I		I	I	+			III	III
Gymnadenia conopsea			II			III			+				
Juncus subnodulosus				III		II							
Polygala amarella	III		I			II		III					
Hamatocaulis vernicosus		I		I			III						
Plagiomnium elatum	III						III						
Prunella vulgaris		I		I	I								
Carex buxbaumii	II	I	I					+	II				
C. echinata					I			+					
Alnus glutinosa		I	III					II	I				
Juncus alpino-articulatus		I	I		I		+			3			
Gentiana asclepiadea					I	I		II					
Galium uliginosum		II		I		I	III	II	I				
G. palustre		II	III			II		+					
Sanguisorba officinalis						I		+					
Lycopus europaeus									I				
Epilobium palustre	II		II										
Cinclidium stygium											I		
Triglochin palustre	III	II	III	I		I			II	4	II	V	
Aulacomnium palustre		II	I		I				+				
Pedicularis palustris			III	I				II					
Comarum palustre													
Cardamine pratensis							II						
Bryum ventricosum													
Liparis loeselii			I	I					IV				
Thelypteris palustris													
Lythrum salicaria								III	II				
Sesleria caerulea			III	V					IV	4			
Betula pubescens	IV	IV	III	II				+	III			V	II
Pinus sylvestris			IV	III					II				
Juniperus communis		I	III	III					II				I
Salix myrsinifolia	III	II							I				
Pyrola rotundifolia	IV			I					II				
Lactuca sibirica	IV												
Carex diandra	IV		I										

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Ассоциация	Primulo—Schoenetum ferruginei (Koch 1926) Oberdorfer 1957				Schoenetum ferruginei (Koch 1926) Vollmar 1947	Schoenetum nigricantis Koch 1926	Schoenetum ferruginei Du Rietz 1925	Primulo—Schoenetum ferruginei (Koch 1926) Oberdorfer 1957		Primula—Schoenus ferrugineus			
Субассоциация (вариант)						schoenetosum ferruginei Koch 1926							
Регион	Ленинградская обл.	Псковская обл.	Латвия	Эстония	Австрия	Германия	Германия (Шварцвальд)	Австрия	Латвия	Эстония	Швеция		
Автор публикации	Настоящая				Steiner 1992	Koch 1926	Dierssen, Dierssen 1984	Krisai 1975	Лайвиньш, Сварс 1993	Lippmaa 1931, Tomson 1937 (по Tyler 1981)	Larsson 1967 (по Tyler 1981)	Albertson-Larsson 1960 (по Tyler 1981)	Bonde, Nilsson 1971 (по Tyler 1981)
Виды													
Cratoneuron filicinum	III	I											
Bistorta vivipara	III												
Ligularia sibirica	II		I										
Cirsium oleraceum	II			II					+				
Philonotis fontana	II			I									
Plagiomnium ellipticum	II	I											
Betula humilis	II		II										
Carex vaginata	II		II										
Equisetum variegatum			III	III					III				
Cladium mariscus			III	I					I				
Pedicularis sceptrum-carolinum	II	I	I										
Rumex acetosa	II												
Sphagnum warnstorfii					I								
Dactylorhiza maculata				II					+				II
Carex capillaris													
Picea abies			II	I	II			I					II
Galium boreale		II		I									
Mnium seligeri											II	V	IV

Ctenidium molluscum				II					+		IV		V
Lophozia borealis													
Thalictrum alpinum													
Leicolea rutheana											I		

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Ассоциация	Trichophoro—Schoenetum ferruginei (Booberg 1930) Gors 1964					Trichophorum—Schoenus ferrugineus			Trichophoro—Schoenetum ferruginei (Booberg 1930) Gors 1964			Trichophorum—Schoenus ferrugineus	Schoenus ferrugineus—Amblystegium Karr	Myrica gale—Schoenus ferrugineus			
Субассоциация (вариант)	typicum								Myrica gale Dierssen 1982					var. Schoenus ferrugineus	var. Carex panicea	var. Carex lasiocarpa	var. Trichophorum caespitosum
Регион	Норвегия	Швеция		Финляндия	Норвегия								Швеция	Эстония			
Автор публикации	Dierssen 1982	Booberg 1930 (по Dierssen 1982)	Sjors 1948 (по Dierssen 1982)	Ruuhijarvi 1960 (по Dierssen 1982)	Faegri 1944 (по Dierssen 1982)	Flatberg 1970 (по Tyler 1981)		Moen 1969 (по Tyler 1981)	Dierssen 1982	Skogen 1965 (по Dierssen 1982)	Faegri 1944 (по Dierssen 1982)	Flatberg 1970 (по Tyler 1981)	Almquist 1929	Каск 1965			
Виды																	
Schoenus ferrugineus	V	V	V	3	IV	V	V	V	V	V	V	V	V	V	IV	IV	V
Carex panicea	III	V	V	1	IV	IV	V	V	I	V	V	III	II	V	V	V	IV
Campylium stellatum	V	V	V	3		V	V	V	V	V	IV	V	V	V	V	V	V
Molinia caerulea	V		III	3	V	II	III	V	V	V	V	III	III	II	I	I	II
Pinguicula vulgaris	I	I	V	1	V				III	IV			I				
Eriophorum latifolium	III	II	IV	2		III	IV	III	I	III		I					
Potentilla erecta	IV		IV	3	V	III	V	V	III	V		I	II	I			+
Carex hostiana	V				IV		II		II	V				+	II		r
C. flacca					III					II							
C. pulicaris					III					V							
C. lepidocarpa		+				V			IV			III	I				
Succiza pratensis			IV		III		II	II		IV				II	+	I	+

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*).

Ассоциация	Trichophoro—Schoenetum ferruginei (Booberg 1930) Gors 1964					Trichophorum—Schoenus ferrugineus			Trichophoro—Schoenetum ferruginei (Booberg 1930) Gors 1964			Trichophorum—Schoenus ferrugineus	Schoenus ferrugineus—Amblystegium Karr	Myrica gale—Schoenus ferrugineus			
Субассоциация (вариант)	typicum								Myrica gale Dierssen 1982					var. Schoenus ferrugineus	var. Carex panicea	var. Carex lasiocarpa	var. Trichophorum caespitosum
Регион	Норвегия	Швеция		Финляндия	Норвегия								Швеция	Эстония			
Автор публикации	Dierssen 1982	Booberg 1930 (по Dierssen 1982)	Sjors 1948 (по Dierssen 1982)	Ruuhijarvi 1960 (по Dierssen 1982)	Faegri 1944 (по Dierssen 1982)	Flatberg 1970 (по Tyler 1981)		Moen 1969 (по Tyler 1981)	Dierssen 1982	Skogen 1965 (по Dierssen 1982)	Faegri 1944 (по Dierssen 1982)	Flatberg 1970 (по Tyler 1981)	Almquist 1929	Каск 1965			
Виды																	
Equisetum palustre		+							II	V			II	+	+	+	
Fissidens adianthoides					III		II			IV		I		II	r	I	I
Carex davalliana																	
Valeriana dioica																	
Tofieldia calyculata																	
Leontodon hispidus																	
Schoenus nigricans																	
Eleocharis quinqueflora																	
Primula farinosa													I	II		+	I
Parnassia palustris							III	IV					I	I	r	r	I
Linum catharticum														+		r	
Briza media																	
Cirsium palustre														I			
Juncus articulatus																	
Epipactis palustris														+			
Carex flava								I									
Calliergonella cuspidata							V										
Frangula alnus																	

Carex dioica	III	+	III		II	V	V	V	+	III	V	V				r	
Limprichtia revolvens	V	V	V	3	II	IV	V	V	IV	V		V					
Selaginella selaginoides	III		V	3		II	III	V	III	IV	V	II	I				
Tofieldia pusilla	V	V	V	3		V	V	V	V	III		IV					
Bartsia alpina	II			1	III			I		III							
Drepanocladus badius	III		I	1		V	V	II	IV	III		II					
Erica tetralix	r				III				I	II	V						
Riccardia pinguis	I		V		I	III	I	II	I	V	V	II	I	II		I	II
Andromeda polifolia		V	V	1		V	V	III	III	V		V	I			+	
Betula nana	I	IV				I	I	I		IV							
Calliergon trifarium			II				II	I	I		II	II					r
Euphrasia frigida	II					III	V	IV	II								
Baeothryon cespitosum	V	V	V	1	I	IV	V	V	V	III			II	II	II	I	V
B. alpinum		III	I			III	V	II		V			I	III	II	II	V
Scorpidium scorpioides		I	IV		+	II	II	I	III	II	V	III	IV	IV	IV	IV	IV
Eriophorum polystachion	III	IV	I	1		I	II	V	II	I	V		II	IV	III	III	II
Carex lasiocarpa		V	III	1		IV	IV		III	IV	V	III	IV	IV	V	V	V
Menyanthes trifoliata	III	II	III			III	IV	I	I	IV			III	IV	V	IV	IV
Myrica gale						I			V	IV	IV	IV	II	IV	V	IV	V
Rhynchospora alba														II	III	III	III
Limprichtia cossoni													V	V	IV	V	V
Carex oederi													I	II	II	III	II
Thyselium palustre													I	IV		IV	II
Utricularia intermedia													II	I	II	II	III
Oxycoccus palustris													II	I	II	II	III
Carex limosa		+	I			I	III			III	II			II	IV	III	III
Phragmites australis						II			II	IV		II	III	IV	IV	IV	V
Salix rosmarinifolia													I	III	III	II	I
Equisetum fluviatile		I				I	III		II	III		II	II	I		I	
Carex rostrata		IV		3		IV	IV	II	IV	I		IV	I		r	I	
C. chordorrhiza		III	III							II						+	r
Drosera anglica						I	I	III	I		V	I	II	II	II	II	II
D. rotundifolia	II		I			IV	III	I	II	II		I		I	r	+	II
Bryum pseudotriquetrum			II				I			II							
Carex elata													II	I	II	II	I

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Ассоциация	Trichophoro—Schoenetum ferruginei (Booberg 1930) Gors 1964					Trichophorum—Schoenus ferrugineus			Trichophoro—Schoenetum ferruginei (Booberg 1930) Gors 1964			Tricho-phorum—Schoenus ferrugi-neus	Schoenus ferrugi-neus—Ambly-stegium Karr	Myrica gale—Schoenus ferrugineus			
Субассоциация (вариант)	typicum								Myrica gale Dierssen 1982					var. Schoe-nus fer-rugineus	var. Ca-rex pa-nicea	var. Ca-rex la-siocarpa	var. Tri-chopho-rum caes-pitosum
Регион	Норве-гия	Швеция		Фин-ляндия	Норвегия								Швеция	Эстония			
Автор публикации	Dierssen 1982	Booberg 1930 (по Dierssen 1982)	Sjors 1948 (по Dierssen 1982)	Ruuhi-jarvi 1960 (по Dierssen 1982)	Faegri 1944 (по Dierssen 1982)	Flatberg 1970 (по Tyler 1981)		Moen 1969 (по Tyler 1981)	Dierssen 1982	Skogen 1965 (по Dierssen 1982)	Faegri 1944 (по Dierssen 1982)	Flatberg 1970 (по Tyler 1981)	Almquist 1929	Каск 1965			
Виды																	
Dactylorhiza incarnata													II				
Carex nigra			I							II						r	
Angelica sylvestris														I	+	r	
Filipendula ulmaria														II	r	I	r
Lysimachia vulgaris														+	r		
Tomentypnum nitens																	
Gymnadenia conopsea																	
Juncus subnodulosus																	
Polygala amarella																	
Hamatocaulis vernicosus																	
Plagiomnium elatum																	
Prunella vulgaris																	
Carex buxbaumii																	
C. echinata																	
Alnus glutinosa																	
Juncus alpino-articulatus																	
Gentiana asclepiadea																	
Galium uliginosum														r		r	
G. palustre														r	I	+	

Sanguisorba officinalis																	r
Lycopus europaeus													I	+	I	+	r
Epilobium palustre													I	r	I	+	r
Cinclidium stygium						II	I					I			II	I	r
Triglochin palustre							I	II					I		r		r
Aulacomnium palustre														I		r	r
Pedicularis palustris														+	I	I	
Comarum palustre													I	r	II	r	r
Cardamine pratensis															II	II	I
Bryum ventricosum														II	r	I	II
Liparis loeselii													I		II		I
Thelypteris palustris														r	r	r	
Lythrum salicaria														r	r	+	
Sesleria caerulea														r	+		
Betula pubescens		IV	III			I				II							
Pinus sylvestris													I				
Juniperus communis								I									
Salix myrsinifolia																	
Pyrola rotundifolia																	
Lactuca sibirica																	
Carex diandra														+			
Cratoneuron filicinum																	
Bistorta vivipara																	
Ligularia sibirica																	
Cirsium oleraceum																	
Philonotis fontana																	
Plagiomnium ellipticum																	
Betula humilis																	
Carex vaginata																	
Equisetum variegatum																	
Cladium mariscus																	
Pedicularis sceptrum-corolinum																	
Rumex acetosa																	
Sphagnum warnstorfii														+			r

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Ассоциация	Trichophoro—Schoenetum ferruginei (Booberg 1930) Gors 1964					Trichophorum—Schoenus ferrugineus			Trichophoro—Schoenetum ferruginei (Booberg 1930) Gors 1964			Tricho-phorum—Schoenus ferrugi-neus	Schoenus ferrugi-neus—Ambly-stegium Karr	Myrica gale—Schoenus ferrugineus			
Субассоциация (вариант)	typicum								Myrica gale Dierssen 1982					var. Schoe-nus fer-rugineus	var. Ca-rex pa-nicea	var. Ca-rex la-siocarpa	var. Tri-chopho-rum caes-pitosum
Регион	Норве-гия	Швеция		Фин-ляндия	Норвегия								Швеция	Эстония			
Автор публикации	Dierssen 1982	Booberg 1930 (по Dierssen 1982)	Sjors 1948 (по Dierssen 1982)	Ruuhi-jarvi 1960 (по Dierssen 1982)	Faegri 1944 (по Dierssen 1982)	Flatberg 1970 (по Tyler 1981)		Moen 1969 (по Tyler 1981)	Dierssen 1982	Skogen 1965 (по Dierssen 1982)	Faegri 1944 (по Dierssen 1982)	Flatberg 1970 (по Tyler 1981)	Almquist 1929	Каск 1965			
Виды																	
Dactylorhiza maculata		+			II					II							+
Carex capillaris				I						II							
Picea abies													I				
Galium boreale															r		
Mnium seligeri																	
Ctenidium molluscum																	
Lophozia borealis						II		V				III					
Thalictrum alpinum								V									
Leicolea rutheana						II		V				II					

Примечание. В 2 синтаксонах отмечены: *Euphrasia rostkoviana* 5(I), 6 (II); *Agrostis canina* 5 (I), 6 (I); *Mentha aquatica* 6 (I), 8 (I); *Calamagrostis neglecta* 26 (r), 28 (r); *Valeriana officinalis* 26 (+), 27 (r): *Stellaria palustris* 27 (+), 28 (r); *Dactylorhiza majalis* 5 (I), 28 (r); *Climacium dendroides* 5 (I), 8 (+); *Centaurea jacea* 2 (II), 6 (I); *Eriophorum gracile* 2 (I), 3 (III); *Alnus incana* 2 (I), 3 (I); *Dactylorhiza longifolia* 2 (I), 4 (I); *Geum rivale* 1 (I), 2 (II); *Festuca ovina* 2 (I), 3 (I); *Plagiomnium medium* 2 (I), 4 (II); *Utricularia minor* 3 (II), 4 (I); *Herminium monorchis* 3 (I), 4 (III). В 1 синтаксоне отмечены: *Cardamine amara* 1 (II), *Coccyganthe flos-cuculi* 1 (II), *Lonicera baltica* 1 (II), *Populus tremula* 1 (II), *Sorbus aucuparia* 1 (II); *Drepanocladus sendtneri* 2 (I); 4 — *Pinguicula alpina* 2 (I), *Campylium chrysophyllum* 2 (I), *Plagiomnium rostratum* 2 (I), *Warnstorfia exannulata* 2 (I); *Blysmus compressus* 5 (I), *Schoenus intermedius* 5 (I), *Ranunculus acris* 5 (I), *Deschampsia cespitosa* 5 (I), *Calycocorpus stipidatus* 5 (I), *Anthoxanthum odoratum* 5 (I), *Crepis paludosa* 5 (I), *Viola palustris* 5 (I), *Lotus corniculatus* 5 (I), *Trifolium pratense* 5 (I), *Plagiomnium affine* 5 (I), *Cratoneurum commutatum* 5 (I); *Festuca rubra* 6 (I), *Polygala amara* 6 (I), *Platantera bifolia* 6 (I), *Rhamnus cathartica* 6 (I), *Inula salicina* 6 (I); *Calliergon giganteum* 7 (+); *Lathyrus palustre* 8 (I), *Sphagnum papillosum* 8 (r), *S. subsecundum* 8 (r), *S. rubellum* 8 (r), *Phalaris arundinacea* 8 (+), *Gentiana pneumonanthe* 8 (+); *Naumburgia thyrsiflora* 25 (I); *Rhytidiadelphus triquetrus* 27 (r), *Carex appropinquata* 27 (r), *Potentilla anserine* 27 (r), *Rubus saxatilis* 27 (r), *Mentha arvensis* 27 (r); *Caltha palustris* 28 (r); *Ledum palustre* 29 (r), *Carex cespitosa* 29 (r), *Hammarbia paludosa* 29 (r), *Dicranum scoparium* 29 (r).

ТАБЛИЦА 4

Ассоциации Caricetum paniceae, Campylio—Caricetum dioicae и Campylio—Trichophoretum alpinae, описанные на болотах Центральной, Северной и Восточной Европы (по литературным данным)

Ассоциация	Caricetum hostianae Issler 1932	Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968		Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968		Caricetum paniceae Koch 1926	Caricetum hostianae Koch 1926	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Molinietum caeruleae Koch 1926	Caricetum fuscae Koch Br-Bl 1915	Carici—Agrostietum caninae Tx. 1937	Seslerietum uliginosae (Palmg. 1916) Soo 1941	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982		
Субассоциация		**caricetosum lepidocarpae** subass. nov. hoc loco	**caricetosum paniceae** subass. nov. hoc loco	typicum	scorpidietosum				caricetosum paniceae Palz 1975				faza typicum	faza Baeothryon alpinum	
Регион	Северо-Запад России, Эстония, Латвия, Литва			Германия				Австрия	Польша	Литва			Германия, Шварцвальд		Германия, Вогезы
Автор публикации	Настоящая публикация			Braun 1968		Koch 1926		Steiner 1992	Palczynski 1975	Балявичене 1991			Dierssen, Dierssen 1984		Gors 1977 (по Dierssen 1982)
Виды															
Carex panicea	V	V	V	V	V	V	V	IV	V	IV	IV	V	V	V	III
C. nigra (fusca)	IV	III	III					IV		V	IV	I	III	III	IV
Potentilla erecta	V	V	III	V	II	V	V	IV		IV	IV	V	IV	V	V
Campylium stellatum	III	III	III	V	V			II	V	IV	III		II	II	II
Salix rosmarinifolia	V	IV	IV												
Frangula alnus	III	III	II						+						
Plagiomnium elatum	I	I	III												
Epipactis palustris	III	IV	III	II	I			I		I	I	I			
Primula farinosa	IV	III	III				I	I		I		V			
Carex davalliana	+			II	I	IV	III	I				I	+	I	
Parnassia palustris	I	II	II	IV	II	IV	IV	II	II	III	II	V	III	V	V
Briza media	III	III	II			V	III	I	II	I		III	+	I	
Leontodon hispidus				II	+	III	III	II					+	I	

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Ассоциация	Caricetum hostianae Issler 1932	Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968		Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968		Caricetum paniceae Koch 1926	Caricetum hostianae Koch 1926	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Molinietum caeruleae Koch 1926	Caricetum fuscae Koch Br-Bl 1915	Carici—Agrostietum caninae Tx. 1937	Seslerietum uliginosae (Palmg. 1916) Soo 1941	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982		
Субассоциация		**caricetosum lepidocarpae** subass. nov. hoc loco	**caricetosum paniceae** subass. nov. hoc loco	typicum	scorpidietosum				caricetosum paniceae Palz 1975				faza typicum	faza Baeothryon alpinum	
Регион	Северо-Запад России, Эстония, Латвия, Литва			Германия				Австрия	Польша	Литва			Германия, Шварцвальд		Германия, Вогезы
Автор публикации	Настоящая публикация			Braun 1968		Koch 1926		Steiner 1992	Palczynski 1975	Балявичене 1991			Dierssen, Dierssen 1984		Gors 1977 (по Dierssen 1982)
Виды															
Lotus corniculatus		I				V	III	I				II			
Gentiana asclepiadea						V	III	I							
Euphrasia rostkoviana						IV	II	I							
Linum catharticum				II	I	V	IV	I	III	I		III			r
Lysimachia vulgaris	I		I				II		IV	I	I	I			
Centaurea jacea			II			III	IV								
Inula salicina						II	I								
Sanguisorba officinalis						V	V					II			
Lathyrus palustre			I			IV	I		II						
L. pratense			II			II			+						
Cirsium oleraceum						IV									
Vicia cracca	II	I	I			III						II			
Valeriana dioica						IV		II	+				I	I	
Climacium dendroides		I						I	+	III	IV	IV	+		
Geum rivale	I	II	II						I	IV	II	III			
Coccyganthe flos-cuculi			II						II	II	I	I			

Deschampsia cespitosa		I	II					I	II	III	III	I			
Ranunculus acer									II	III	I	IV			
Blysmus compressus	+		II							I	I	IV			
Galium uliginosum	I	III	III			II			V	V	V	IV	II	II	
Thyselium palustre		II	I						V	III	II	I			
Limprichtia cossoni	II	III	III	IV	IV				III	III	III	III			
Agrostis stolonifera			I		+					IV	I				
Cardamine pratensis			I						+	II	I	I			r
Valeriana officinalis			I						III	I	I	III			
Lycopus europaeus									III	II	II				
Selaginella selaginoides															I
Sausurrea alpina															
Tofieldia pusilla															
Thalictrum alpinum															
Festuca vivipara															
Polygonum viviparum			II												
Saxifraga aizoides															+
Ctenidium molluscum															
Erica tetralix															
Carex dioica	II	II	II							I		I	II	I	r
Baeothryon cespitosum								I						I	II
Juncus bulbosus													I		II
Scorpidium scorpioides	+				IV			I		III	I				
Pinguicula vulgaris	IV	III	+	II	I			I				I	II	II	IV
Riccardia pinguis					+								III	II	II
Carex tumidicarpa													IV	III	III
C. pulicaris										I		II	III	II	II
C. echinata								III		I	IV		V	IV	IV
Limprichtia revolvens			r					II					+	II	I
Fissidens adianthoides				II	+			I	II						r
Eriophorum polystachion			III		II		III	II					V	IV	III
Carex rostrata	IV	III	II		I			I					II	II	II
Bryum pseudotriquetrum	II	II	III		+			I					+	I	r
Calliergon stramineum													III	IV	I
Triglochin palustre	II	II	II												+

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Ассоциация	Caricetum hostianae Issler 1932	Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968		Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968		Caricetum paniceae Koch 1926	Caricetum hostianae Koch 1926	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Molinietum caeruleae Koch 1926	Caricetum fuscae Koch Br-Bl 1915	Carici—Agrostietum caninae Tx. 1937	Seslerietum uliginosae (Palmg. 1916) Soo 1941	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982		
Субассоциация		**caricetosum lepidocarpae** subass. nov. hoc loco	**caricetosum paniceae** subass. nov. hoc loco	typicum	scorpidietosum				caricetosum paniceae Palz 1975				faza typicum	faza Baeothryon alpinum	
Регион	Северо-Запад России, Эстония, Латвия, Литва			Германия				Австрия	Польша	Литва			Германия, Шварцвальд		Германия, Вогезы
Автор публикации	Настоящая публикация			Braun 1968		Koch 1926		Steiner 1992	Palczynski 1975	Балявичене 1991			Dierssen, Dierssen 1984		Gors 1977 (по Dierssen 1982)
Виды															
Pedicularis palustris		I	II		+		II								I
Baeothryon alpinum		I		III	+			II						V	
Carex demissa															
Drosera rotundifolia	I	I		II	+								II	III	II
Oxycoccus palustris		I			+								I	IV	
Sphagnum subnitens													II	II	
S. subsecundum					+								III	III	
S. warnstorfii	II	+						II					I	II	
Aulacomnium palustre		I	r	II	I			II	+	I			III	II	I
Tomentypnum nitens	I	III	II		+			I		IV	II		II	III	
Molinia caerulea	IV	III	II	IV	III	V	V	IV	V	I			+	II	I
Succiza pratensis	III	II	III		+	V	IV	I	II	III		I	+	I	II
Equisetum palustre	IV	III	III		II	V	V	III		IV	V	I			
Eriophorum latifolium	IV	IV	IV	IV	+	I	II	I	+	III	I	IV	+	I	I
Cirsium palustre	III	II	III	II		II		I		IV	II	I	II	II	r
Juncus articulatus	II	III	II		+	I	IV	I					I		+

J. alpino-articulatus	+	+	I		III		III	I							I
Carex hostiana	V	II		IV	I	III	V	I				IV			+
C. flava	IV	III	V					III	IV	IV	V	II			
C. lepidocarpa	I	V		V	V				I	II		IV			
Dactylorhiza incarnata	I	II	III		+		II			III	I	III		I	+
Eleocharis quinqueflora	I	+	II		II										r
Agrostis canina				II			V	I	II	I	V		III	II	IV
Viola palustris		+	I					II	+	III	V	IV	IV	IV	II
Filipendula ulmaria	III	III	IV			IV			IV	III	I	III			
Angelica sylvestris	II	r	II			V				I	I	I			
Mentha arvensis									IV	II	I				
Menyanthes trifoliata	III	IV	III	II	III		III	II	+	III	IV	II	I	II	I
Calliergonella cuspidata	III	II	IV		+			II	IV	III	II	I	III	II	I
Caltha palustris		II	II					II	+	II	I	I	I		II
Equisetum fluviatile		II	III	II	II			I		I			I	I	+
Ranunculus flammula							III			III	I		I		+
Carex capillaris	III	I	II								I	III			+
Comarum palustre	I	I	I						IV				I		+
Festuca rubra		I					I		IV	III	I	III	+		I
Leontodon autumnalis										I		II			
Anthoxanthum odoratum						II		II					I		II
Prunella vulgaris	II	I	I			V	IV	I		I	I	III			
Tofieldia calyculata					II			I							
Carex flacca								I							
Schoenus ferrugineus	I	+		II	II		I	I							
S. nigricans															
Ranunculus acris	II	+	III					I							
Crepis paludosa	II	II	II					I	+			I	+		
Trifolium pratense						II		I	+			IV			
Cratoneurum commutatum								I							
Phragmites australis	II	II	II		II	V	IV	I	II						
Bartsia alpina								I							
Plagiomnium affine								I							
Picea abies	I				+			I							

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Ассоциация	Caricetum hostianae Issler 1932	Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968		Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968		Caricetum paniceae Koch 1926	Caricetum hostianae Koch 1926	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Molinietum caeruleae Koch 1926	Caricetum fuscae Koch Br-Bl 1915	Carici—Agrostietum caninae Tx. 1937	Seslerietum uliginosae (Palmg. 1916) Soo 1941	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982		
Субассоциация		**caricetosum lepidocarpae** subass. nov. hoc loco	**caricetosum paniceae** subass. nov. hoc loco	typicum	scorpidietosum				caricetosum paniceae Palz 1975				faza typicum	faza Baeothryon alpinum	
Регион	Северо-Запад России, Эстония, Латвия, Литва			Германия				Австрия	Польша	Литва			Германия, Шварцвальд		Германия, Вогезы
Автор публикации	Настоящая публикация			Braun 1968		Koch 1926		Steiner 1992	Palczynski 1975	Балявичене 1991			Dierssen, Dierssen 1984		Gors 1977 (по Dierssen 1982)
Виды															
Andromeda polifolia				II	+										
Betula nana															
Salix myrsinites															
Salix myrsinifolia	III	II	II												
Vaccinium uliginosum														II	
Drosera anglica				II	+										
Equisetum variegatum	I														
Dactylorhiza maculata		I											I	I	
Carex lasiocarpa				II	II		I		I						
Cinclidium stygium		I													
Sarmentypnum sarmentosum		r	r												r
Sphagnum inundatum													I		
Calliergon giganteum			II						+	I					
Calamagrostis neglecta		I	I							I	I				
Pedicularis sylvatica													II	II	I

Philonotis fontana													II	
Plantago maritima														
Hylocomnium splendens													+	
Calluna vulgaris														I
Mentha aquatica				II	+	II	I							
Taraxacum officenale			I				III			I	I	II		
Carex limosa		II	I		+									
C. chordorrhiza														
Gymnadenia conopsea			I			IV	II							
Betula pubescens	III	III	III						II					I
Galium palustre	II	II	II			II				II	II			
Carex elata		I	r	V	IV	II	II							
Lythrum salicaria					+	I	II		III					
Hamatocaulis vernicosus	I	II							+					
Sphagnum angustifolium	+												+	I
S. contortum				II									+	I
S. teres													II	
Carex diandra	+	I	+							I		I		
Warnstorfia exannulata													II	II
Epilobium palustre			I										+	
Nardus stricta													II	I
Equisetum sylvaticum			+										I	II
Luzula campestris										I	I	II	I	
Polygala amarella	II		III		+							IV	+	
Rhynchospora alba				II	II									I
Carex oederi											I			
Sesleria caerulea	I	I	r									V		
Thelypteris palustris	I	III												
Bryum ventricosum									II					
Carex appropinquata		+	II						III					
Galium boreale	II	I							I			III		
Potentilla anserina	I		I						+					
Rumex acetosa	+		+						I	I		II		
Myosotis palustris			I							I		I		
Salix aurita	I	I												

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Ассоциация	Caricetum hostianae Issler 1932	Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968		Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968		Caricetum paniceae Koch 1926	Caricetum hostianae Koch 1926	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Molinietum caeruleae Koch 1926	Caricetum fuscae Koch Br-Bl 1915	Carici—Agrostietum caninae Tx. 1937	Seslerietum uliginosae (Palmg. 1916) Soo 1941	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982		
Субассоциация		**caricetosum lepidocarpae** subass. nov. hoc loco	**caricetosum paniceae** subass. nov. hoc loco	typicum	scorpidietosum				caricetosum paniceae Palz 1975				faza typicum	faza Baeothryon alpinum	
Регион	Северо-Запад России, Эстония, Латвия, Литва			Германия				Австрия	Польша	Литва			Германия, Шварцвальд		Германия, Вогезы
Автор публикации	Настоящая публикация			Braun 1968		Koch 1926		Steiner 1992	Palczynski 1975	Балявичене 1991			Dierssen, Dierssen 1984		Gors 1977 (по Dierssen 1982)
Виды															
Pinus sylvestris		II													
Calliergon trifarium					IV										
Viola epipsila		I	r												
Plagiomnium ellipticum	I	r	II												
Poa pratensis	+	II	II						III	I					
Alnus incana	I	I	II												
Achillea millefolium	I	I	II												
Salix cinerea	II	II							II						
Dactylorhiza longifolia	II	I	I												
Plagiomnium rostratum	I	r	r												

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Ассоциация	Chrysohypno—Trichophoretum alpinae Hadac 1964	Campylio—Trichophoretum alpinae Hadac 1964	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Pinguiculo—Caricetum dioicae Jones 1973 em Wheeler 1975	Eriophorum latifolium—Amblystegium Karr	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Carex panicea—Campylium stellatum	Caricetо—Saxifragetum aizoides McVian, Ratclliffe 1962	Campylium stellatum Braunmoore	Caricetum paniceae Nordh. 1923	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Carex panicea—Amblystegium Karr	Carex panicea Ass. Osvald 1923	Carex dioica Ass. Osvald 1923
Субассоциация														
Регион	Чехословакия	Польша	Ирландия	Англия	Швеция	Норвегия	Шотландия		Финляндия	Норвегия		Швеция		
Автор публикации	Rybnicek 1974	Palczynski1975	Ivimey-Cook, Proctor 1966 (по Dierssen 1982)	Wheeler 1980	Almquist 1929	Skogen 1965 (по Dierssen 1982)	McVean, Ratcliffe 1962 (по Dierssen 1982)		Ruuihijarvi 1960	Nordhagen 1923 (по Dierssen 1982)	Skogen 1965 (по Dierssen 1982)	Almquist 1929	Osvald 1923	
Виды														
Carex panicea	V	V	V	V	V	III	V	V	III	V	V	V	4	1
C. nigra (fusca)	III	II	V	V	IV	V	III	r		II	V	I		
Potentilla erecta	V	V	II	IV	V	V	IV	II	III	V	IV	+	1	
Campylium stellatum	V	V	IV	IV	V	V	V	IV	V		V	III	5	5
Salix rosmarinifolia		III			I					I		I		
Frangula alnus	+													
Plagiomnium elatum														
Epipactis palustris														
Primula farinosa					I									
Carex davalliana														
Parnassia palustris	IV	IV					+		II					
Briza media	III	II												
Leontodon hispidus	I													
Lotus corniculatus														
Gentiana asclepiadea														

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Ассоциация	Chrysohypno—Trichophoretum alpinae Hadac 1964	Campylio—Trichophoretum alpinae Hadac 1964	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Pinguiculo—Caricetum dioicae Jones 1973 em Wheeler 1975	Eriophorum latifolium—Amblystegium Karr	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Carex panicea—Campylium stellatum	Cariceto—Saxifragetum aizoides McVian, Ratcliffe 1962	Campylium stellatum Braunmoore	Caricetum paniceae Nordh. 1923	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Carex panicea—Amblystegium Karr	Carex panicea Ass. Osvald 1923	Carex dioica Ass. Osvald 1923
Субассоциация														
Регион	Чехословакия	Польша	Ирландия	Англия	Швеция	Норвегия	Шотландия		Финляндия	Норвегия		Швеция		
Автор публикации	Rybnicek 1974	Palczynski 1975	Ivimey-Cook; Proctor 1966 (по Dierssen 1982)	Wheeler 1980	Almquist 1929	Skogen 1965 (по Dierssen 1982)	McVean, Ratcliffe 1962 (по Dierssen 1982)		Ruuihijarvi 1960	Nordhagen 1923 (по Dierssen 1982)	Skogen 1965 (по Dierssen 1982)	Almquist 1929	Osvald 1923	
Виды														
Euphrasia rostkoviana	I													
Linum catharticum							II	II						
Lysimachia vulgaris	I	I												
Centaurea jacea														
Inula salicina														
Sanguisorba officinalis														
Lathyrus palustre														
L. pratense														
Cirsium oleraceum														
Vicia cracca														
Valeriana dioica	V			V										
Climacium dendroides				I										
Geum rivale									I					
Coccyganthe flos-cuculi														
Deschampsia cespitosa									+					
Ranunculus acer	+													

Blysmus compressus														
Galium uliginosum	II	I		I	III				I					
Thyselium palustre					II							II		
Limprichtia cossoni		V			V							III	1	1
Agrostis stolonifera			IV					r		I				
Cardamine pratensis	I		II			III	II		r					
Valeriana officinalis														
Lycopus europaeus		I										+		
Selaginella selaginoides					II	V	V	IV	III				1	
Sausurrea alpina						II		I	III				1	
Tofieldia pusilla						II	I	III	III					
Thalictrum alpinum						V	II	IV	I				1	
Festuca vivipara						V	III	IV		III				
Polygonum viviparum					III	I	I	I	II		II			1
Saxifraga aizoides							II	V						
Ctenidium molluscum							III	III						
Erica tetralix						II	III	I						
Carex dioica		V		IV	IV	V	II	III	III			+	1	3+
Baeothryon cespitosum					III	IV	I	III	III	r	II	+	2	
Juncus bulbosus	III		I				IV	III		III	III			
Scorpidium scorpioides	I		V		II	IV	III	III	I			III		
Pinguicula vulgaris	+			V	IV	II	V	V	I	II			1	1
Riccardia pinguis	IV	III			I	V	III	IV	I	+	II	+		
Carex tumidicarpa			V			IV	IV	V		III	V			
C. pulicaris	III					V	IV	IV		II				
C. echinata	IV					IV	III	I	r	II	V			
Limprichtia revolvens	V		IV	IV		V	IV	IV	V	+	V			
Fissidens adianthoides	III	IV	V			II	III		II				1	1
Eriophorum polystachion	V		II	III		II	IV	III	II	IV		II		1
Carex rostrata	V			I	II	V	II		II			+		
Bryum pseudotriquetrum	IV		I			II	III	II			IV			1
Calliergon stramineum					I	V		r	I					
Triglochin palustre	II	IV	I		I	III	r	+	r		I	+	1	1
Pedicularis palustris	III			IV	II	III	I	r	r		i	+		
Baeothryon alpinum	V	V							III					
Carex demissa	V	V												

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Ассоциация	Chrysohypno—Trichophoretum alpinae Hadac 1964	Campylio—Trichophoretum alpinae Hadac 1964	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Pinguiculo—Caricetum dioicae Jones 1973 em Wheeler 1975	Eriophorum latifolium—Amblystegium Karr	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Carex panicea—Campylium stellatum	Cariceto—Saxifragetum aizoides McVian, Ratcliffe 1962	Campylium stellatum Braunmoore	Caricetum paniceae Nordh. 1923	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Carex panicea—Amblystegium Karr	Carex panicea Ass. Osvald 1923	Carex dioica Ass. Osvald 1923
Субассоциация														
Регион	Чехословакия	Польша	Ирландия	Англия	Швеция	Норвегия	Шотландия		Финляндия	Норвегия		Швеция		
Автор публикации	Rybnicek 1974	Palczynski 1975	Ivimey-Cook, Proctor 1966 (по Dierssen 1982)	Wheeler 1980	Almquist 1929	Skogen 1965 (по Dierssen 1982)	McVean, Ratcliffe 1962 (по Dierssen 1982)		Ruuihijarvi 1960	Nordhagen 1923 (по Dierssen 1982)	Skogen 1965 (по Dierssen 1982)	Almquist 1929	Osvald 1923	
Виды														
Drosera rotundifolia	V	IV				I	I	I	r	+				
Oxycoccus palustris	II				III				I				1	
Sphagnum subnitens					I					II				
S. subsecundum		V							+					
S. warnstorfii	II	V			I				II					
Aulacomnium palustre	II					III	r		r	I				
Tomentypnum nitens	III	II							I					
Molinia caerulea	+	V	I	V	I	V	II	III	III	II			1	
Succiza pratensis			II	V	II	I	III	II		II	I			
Equisetum palustre	II				IV	V	I	r	II		III	+		1
Eriophorum latifolium	II	III		IV	V		I	I	III					
Cirsium palustre	III	IV	I	III	II	V					V			
Juncus articulatus	IV	I	V				IV	III		II	V			
J. alpino-articulatus	III						r	I	r					
Carex hostiana			V			V	III	II						
C. flava	+	IV			V	IV			III		V	+		

C. lepidocarpa		II	I	V			I							
Dactylorhiza incarnata					I	V			r		II			
Eleocharis quinqueflora	II						III	II						
Agrostis canina	III	III			I		II	II		r		+		
Viola palustris	IV				II	I	+	II		V				
Filipendula ulmaria				I	I	IV			I		II	+		
Angelica sylvestris	+			I		I	r		I		II			
Mentha arvensis	I				III							I		
Menyanthes trifoliata	IV		I	II	II	V			II	+	V	III		1+
Calliergonella cuspidata	I		IV	IV		V	III				V			
Caltha palustris				II	I	I	I		r		V	I		
Equisetum fluviatile	II	II			IV	IV	r		I			II		
Ranunculus flammula	I		V			II	II	II		+	IV	+		
Carex capillaris					I	IV	+		I					
Comarum palustre	I	IV			I	IV			r		V	II		
Festuca rubra	+	III			I		II	I	r	r	I			
Leontodon autumnalis	II		V				III	II		I	I	+		
Anthoxanthum odoratum	I						I	I		II				
Prunella vulgaris		I	II		I		II			+				
Tofieldia calyculata													1	1
Carex flacca			III		II									
Schoenus ferrugineus									+					
S. nigricans				IV										
Ranunculus acris				I										
Crepis paludosa									I					
Trifolium pratense														
Cratoneurum commutatum							IV	III						
Phragmites australis	II			I					+			+		
Bartsia alpina									I				1	1
Plagiomnium affine						IV					IV			
Picea abies	+								r					
Andromeda polifolia		I			II	V			II				1	1+
Betula nana									II				1	1
Salix myrsinites					II				II					1
Salix myrsinifolia														
Vaccinium uliginosum									I					1

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Ассоциация	Chrysohypno—Trichophoretum alpinae Hadac 1964	Campylio—Trichophoretum alpinae Hadac 1964	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Pinguiculo—Caricetum dioicae Jones 1973 em Wheeler 1975	Eriophorum latifolium—Amblystegium Karr	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Carex panicea—Campylium stellatum	Cariceto—Saxifragetum aizoides McVian, Ratcliffe 1962	Campylium stellatum Braunmoore	Caricetum paniceae Nordh. 1923	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Carex panicea—Amblystegium Karr	Carex panicea Ass. Osvald 1923	Carex dioica Ass. Osvald 1923
Субассоциация														
Регион	Чехословакия	Польша	Ирландия	Англия	Швеция	Норвегия	Шотландия		Финляндия	Норвегия		Швеция		
Автор публикации	Rybnicek 1974	Palczynski 1975	Ivimey-Cook, Proctor 1966 (по Dierssen 1982)	Wheeler 1980	Almquist 1929	Skogen 1965 (по Dierssen 1982)	McVean, Ratcliffe 1962 (по Dierssen 1982)		Ruuihijarvi 1960	Nordhagen 1923 (по Dierssen 1982)	Skogen 1965 (по Dierssen 1982)	Almquist 1929	Osvald 1923	
Виды														
Drosera anglica		V							r					1
Equisetum variegatum							+	r	I					1
Dactylorhiza maculata					I				r					1
Carex lasiocarpa		V		I					III			II		1
Cinclidium stygium		I							II			+	1	1
Sarmentypnum sarmentosum								+		r				
Sphagnum inundatum	+						+	r						
Calliergon giganteum	I		IV						r			I		
Calamagrostis neglecta						II					IV			
Pedicularis sylvatica							+	r		III				
Philonotis fontana							I	r						
Plantago maritima							+	III		II				
Hylocomnium splendens							II	II						
Calluna vulgaris							r	I						
Mentha aquatica			V	I										
Taraxacum officenale							II	II						

Carex limosa	I								+			+	
C. chordorrhiza					II				I			I	
Gymnadenia conopsea					I				I				
Betula pubescens	+	I			III				r				
Galium palustre	I			I					I				
Carex elata												+	
Lythrum salicaria		III											
Hamatocaulis vernicosus	II								r				
Sphagnum angustifolium													
S. contortum	V												
S. teres					I				r				
Carex diandra	I								r				
Warnstorfia exannulata	+								r			+	
Epilobium palustre									r				
Nardus stricta	II												
Equisetum sylvaticum									r				
Luzula campestris													
Polygala amarella					I								
Rhynchospora alba	II											I	
Carex oederi					I							IV	
Sesleria caerulea					I								
Thelypteris palustris		II											
Bryum ventricosum		I			I				I				
Carex appropinquata	+												
Galium boreale													
Potentilla anserina													
Rumex acetosa													
Myosotis palustris	+												
Salix aurita	+												
Pinus sylvestris					II				+				
Calliergon trifarium	I								r				
Viola epipsila									I				
Plagiomnium ellipticum									r				
Poa pratensis													
Alnus incana													
Achillea millefolium													

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Ассоциация	Chrysohypno—Trichophoretum alpinae Hadac 1964	Campylio—Trichophoretum alpinae Hadac 1964	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Pinguiculo—Caricetum dioicae Jones 1973 em Wheeler 1975	Eriophorum latifolium—Amblystegium Karr	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Carex panicea—Campylium stellatum	Cariceto—Saxifragetum aizoides McVian, Ratclliffe 1962	Campylium stellatum Braunmoore	Caricetum paniceae Nordh. 1923	Campylio—Caricetum dioicae Osv. 1923 em Dierssen 1982	Carex panicea—Amblystegium Karr	Carex panicea Ass. Osvald 1923	Carex dioica Ass. Osvald 1923
Субассоциация														
Регион	Чехословакия	Польша	Ирландия	Англия	Швеция	Норвегия	Шотландия		Финляндия	Норвегия		Швеция		
Автор публикации	Rybnicek 1974	Palczynski 1975	Ivimey-Cook, Proctor 1966 (по Dierssen 1982)	Wheeler 1980	Almquist 1929	Skogen 1965 (по Dierssen 1982)	McVean, Ratcliffe 1962 (по Dierssen 1982)		Ruuihijarvi 1960	Nordhagen 1923 (по Dierssen 1982)	Skogen 1965 (по Dierssen 1982)	Almquist 1929	Osvald 1923	
Виды														
Salix cinerea														
Dactylorhiza longifolia														
Plagiomnium rostratum														

Примечание. В 1 синтаксоне встречены: *Brachythecium rivulare* 1 (I), *Sphagnum squarrosum* 1 (+), *Luzula pilosa* 1 (+), *Pyrola rotundifolia* 1 (I); *Eleocharis palustris* 2 (I), *Sanionia uncinata* 2 (r), *Dicranum bonjeanii* 2 (I), *Campanula glomerata* 2 (I), *Sphagnum fuscum* 2 (r); *Phleum pratense* 3 (I), *Melampyrum nemorosum* 3 (I), *Lonicera baltica* 3 (I), *Betula humilis* 3 (II), *Tussilago farfara* 3 (II), *Festuca pratensis* 3 (II), *Cratoneuron filicinum* 3 (II); *Platantera bifolia* 4 (I); *Carex juncella* 5 (I); *Trollius europaeus* 6 (I), *Calycocopus stipidatus* 6 (I); *Thalictrum flavum* 7 (III), *Carex hudsonii* 7 (II), *Gentiana pneumonanthe* 7 (V), *Calamagrostis canescens* 7 (+); *Juncus squarrosus* 11 (+), *Sphagnum magellanicum* 11 (+), *S. rubellum* 11 (+), *S. obtusum* 11 (+), *S. auriculatum* 11 (I), *Drepanocladus sendtneri* 11 (+), *Scapania paludicola* 11 (+); *Meesia triquetra* 14 (I), *Senecio rivularis* 14 (+), *Sieglingia decumbens* 14 (+), *Sphagnum imbricatum* 14 (+), *S. amblyphyllum* 14 (I), *Utricularia minor* 14 (II), *Breidleria strictum* 14 (+), *Polytrichum strictum* 14 (I), *Hylocomium splendens* 14 (+); *Marshantia polymorpha* 15 (III); *Cerastium holosteoides* 17 (I); *Salix pentandra* 18 (III), *Juncus subnodulosus* 18 (III), *Helodium lanatum* 18 (I), *Pseudobrium punctatum* 18 (I), *Camptothecium trichoides* 18 (I); *Pleurozium schreberi* 22 (r), *Solidago virgaurea* 22 (r), *Paris quadrifolia* 22 (r), *Hierochloe odorata* 22 (r), *Rosa majalis* 22 (r), *Linnaea borealis* 22 (r), *Sphagnum papillosum* 22 (r), *S. capillifolium* 22 (r), *Carex adelostoma* 22 (+), *C. bigelowii* 22 (r), *C. capitata* 22 (+), *C. heleonastes* 22 (r), *C. livida* 22 (r), *C. loliacea* 22 (r), *C. paupercula* 22 (r), *C. rariflora* 22 (r), *C. rotundata* 22 (r), *C. vaginata* 22 (+), *Rubus arcticus* 22 (r), *Melica nutans* 22 (r), *Oncophorus virens* 22 (r), *Empetrum nigrum* 22 (r), *E. hermaphroditum* 22 (r), *Juncus triglumis* 22 (r), *Trientalis europaea* 22 (r), *Betula tortuosa* 22 (r), *Geranium sylvaticum* 22 (I), *Juncus stygius* 22 (r), *Calamagrostis epigeios* 22 (r), *Salix myrtilloides* 22 (+), *Lycopodium selago* 22 (+), *Oxycoccus microcarpus* 22 (r), *Juniperus communis* 22 (+), *Paludella squarrosa* 22 (+), *Saxifraga hirculus* 22 (r), *Eriophorum vaginatum* 22 (r), *Rubus saxatilis* 22 (r), *Euphrasia frigida* 22 (r); *Hammarbia paludosa* 25 (+), *Rhynchospora fusca* 25 (I), *Naumburgia thyrsiflora* 25 (+). В составе 2 синтаксонов отмечены: *Hypnum lindbergii* 1(I), 3 (I); *Carex disticha* 1(+), 3 (II); *Alnus glutinosa* 1(I), 2 (III); *Geranium palustre* 2 (I), 3 (I); *Salix starkeana* 2 (I), 3 (I); *Carex buxbaumii* 2 (+), 7 (III); *Salix lapponum* 2 (I), 23 (II); *Stellaria palustris* 2 (I), 7 (II); *Liparis loeselii* 2 (+), 3 (r); *Myrica gale* 2 (I), 20 (II); *Carex serotina* 3 (I), 15 (II); *C. cespitosa* 3 (II), 22 (I); *Swertia perennis* 3 (II), 7 (+); *Cirsium heterophyllum* 3 (I), 22 (r); *Salix phylicifolia* 3 (II), 22 (r); *Dactylorhiza majalis* 6 (I), 12 (I); *Phalaris arundinacea* 7 (+), 22 (r); *Luzula multiflora* 7 (+), 14 (I); *Bistorta major* 7 (+), 10 (II); *Scutellaria galericulata* 8 (II), 9 (I); *Ranunculus repens* 8 (I), 9 (II); *Mnium seligeri* 8 (III), 10 (I); *Dactylorhiza traunsteineri* 8 (I), 10 (IV); *Festuca ovina* 8 (I), 22 (I); *Antenaria dioica* 10 (II), 22 (r); *Carex pauciflora* 11 (I), 12 (III); *Juncus acutiflorus* 11 (I), 12 (I); *Hieracium lactucella* 11 (II), 12 (II); *Sphagnum fallax* 11 (II), 12 (I); *S. palustre* 13 (r), 22 (II); *Carex cinerea* 14 (+), 22 (r); *Holcus lanatus* 14 (I), 17 (I); *Calliergon trifarium* 14 (I), 22 (r); *Narthecium ossifragum* 20 (I), 21 (II); *Eriophorum gracile* 22 (+), 25 (r); *Utricularia intermedia* 22 (r), 25 (II); *Drepanocladus badius* 22 (+), 26 (I).

ТАБЛИЦА 5

Ассоциация Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii ass. nov. hoc loco и близкие ей по названию, описанные в Центральной и Северной Европе

Ассоциация	**Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii** ass. nov. hoc loco			Sphagno warnstorfiani—Eriophoretum latifolii Rybniček 1974		Carex flava—Trichophorum—Campylium stellatum	Carex flava—Filipendula—Campylium stellatum	Carex flava—Drepanocladus intermedius
Субассоциация (вариант)		var. Hamatocaulis vernicosus	var. Sphagnum warnstorfii	trichophoretosum alpini Rybniček 1974	typicum Rybniček 1974			
Регион	Россия			Чехословакия		Финляндия		Швеция
Автор публикации	Настоящая публикация			Rybniček 1974		Havas 1961		Sjors 1946
Виды								
Eriophorum latifolium	V	IV	V	V	V	V	V	III
Carex flava	V	V	V	IV	IV	V	V	I
Campylium stellatum	III	III	III	IV	II	V	V	V
Potentilla erecta	V	V	V	V	V	II	III	IV
Molinia caerulea	II	I	II	I	I	V	IV	V
Carex dioica	II	II	I	I	III	III	IV	II
Equisetum palustre	V	V	V	IV	IV	V	III	
Parnassia palustris	V	V	II	IV	V	II	II	
Sphagnum warnstorfii	III	II	V	V	V	IV	III	
Tomentypnum nitens	IV	V	III	V	V	II	II	
Angelica sylvestris	IV	V	II	II	II	II	V	
Filipendula ulmaria	IV	IV	V	I	II	I	IV	
Crepis paludosa	III	III	IV	II	III		IV	
Baeothryon alpinum	II	III		V		V	IV	
Carex nigra	I	I	II	V	V	+	IV	
C. panicea	I	I	I	V	V	II	II	
Viola palustris	II	I	II	IV	IV	+	III	
Galium uliginosum	IV	IV	III	III	V	II	I	
Aulacomnium palustre	IV	IV	V	IV	V	+	I	
Geum rivale	III	II	IV	I	I		II	
Cirsium palustre	IV	IV	IV	V	V		I	
Juncus articulatus	III	IV	I	III	IV			

ТАБЛИЦА 5 (*продолжение*)

Ассоциация	**Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii** ass. nov. hoc loco			Sphagno warnstorfiani—Eriophoretum latifolii Rybniček 1974		Carex flava—Trichophorum—Campylium stellatum	Carex flava—Filipendula—Campylium stellatum	Carex flava—Drepanocladus intermedius
Субассоциация (вариант)		var. Hamatocaulis vernicosus	var. Sphagnum warnstorfii	trichophoretosum alpini Rybniček 1974	typicum Rybniček 1974			
Регион	Россия			Чехословакия		Финляндия		Швеция
Автор публикации	Настоящая публикация			Rybniček 1974		Havas 1961		Sjors 1946
Виды								
Briza media	III	II	V	IV	V			
Coccyganthe flos-cuculi	II	I	IV	I	III			
Epipactis palustris	IV	V	II	I	II			
Rumex acetosa	II	II	III		II			
Bistorta major	III	V	I					
Plagiomnium ellipticum	III	III	II					
Carex appropinquata	II	II	III					
Salix rosmarinifolia	IV	V	III					
S. myrsinifolia	III	III	II					
Picea abies	III	III	III					
Poa pratensis	II	I	II					
Pyrola rotundifolia	II	I	III					
Pinus sylvestris	II	III	I			+		
Cirsium oleraceum	II	III						
Betula humilis	II	III						
Hamatocaulis vernicosus	III	V			I			
Deschampsia cespitosa	III	IV					+	
Betula pubescens	IV	IV	IV		I	IV	IV	
Viola epipsila	III	II	IV			III	III	
Galium palustre	II	III	I			II	III	
Dactylorhiza incarnata	II	I	II			I	I	
Carex echinata				V	V	IV	II	II
Eriophorum polystachion				II	IV	II	I	V
Limprichtia revolvens				II	II	V	V	I

Paludella squarrosa	+		I	II	IV	II	II	
Festuca rubra				II	IV	+	III	
Bryum pseudotriquetrum	I	II		I	II	III	V	
Nardus stricta				II	III	+	II	
Carex demissa				IV	IV			
C. alsatica				III	IV			
C. pulicaris				II	IV			
Valeriana dioica				V	IV			
Anthoxanthum odoratum				III	IV		I	
Linum catharticum				II	IV			
Lysimachia vulgaris				III	II			
Sphagnum flexuosum				V	IV			
S. imbricatum				III	IV			
S. contortum				II	III			
Agrostis canina				IV	V		II	
Calliergon stramineum				V	IV	+	I	
Juncus alpino-articulatus				II	II	+	+	
Holcus lanatus				I	IV			
Ranunculus acer				II	IV			
Leontodon autumnalis				I	IV		+	
L. hispidus				I	IV			
Senecio rivularis				II	III			
Luzula multiflora	I	I	I	III	IV		+	
Baeothryon cespitosum						V	+	V
Selaginella selaginoides						V	IV	V
Tofieldia pusilla						IV	I	III
Trientalis europaea						III	II	III
Riccardia pinguis				I	I	IV	IV	I
Pinguicula vulgaris				I		III	I	II
Andromeda polifolia						V	I	V
Bartsia alpina						I	I	I
Carex pauciflora						II	I	I
C. vaginata						+	I	I
Cinclidium stygium						IV	IV	
Geranium sylvaticum						I	III	

ТАБЛИЦА 5 (*продолжение*)

Ассоциация	**Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii** ass. nov. hoc loco			Sphagno warnstorfiani—Eriophoretum latifolii Rybniček 1974		Carex flava—Trichophorum—Campylium stellatum	Carex flava—Filipendula—Campylium stellatum	Carex flava—Drepanocladus intermedius
Субассоциация (вариант)		var. Hamatocaulis vernicosus	var. Sphagnum warnstorfii	trichophoretosum alpini Rybniček 1974	typicum Rybniček 1974			
Регион	Россия			Чехословакия		Финляндия		Швеция
Автор публикации	Настоящая публикация			Rybniček 1974		Havas 1961		Sjors 1946
Виды								
Fissidens adianthoides				I	I	I	II	
Rubus arcticus						+	III	
Drepanocladus badius						III		V
Bistorta vivipara							IV	
Achillea millefolium							II	
Cirsium heterophyllum							II	
Solidago virgaurea							II	
Dactylorhiza maculata						+	III	
Euphrasia frigida								V
Narthecium ossifragum								III
Limprichtia cossoni	+		I					II
Equisetum fluviatile	II	II	III	III	III	II	II	I
Carex rostrata	IV	IV	V	V	V	III	II	I
Drosera rotundifolia	II		III	V	IV	IV	III	I
Menyanthes trifoliata	V	V	V	II	IV	IV	II	
Comarum palustre	I	I	II	I	III	+	II	
Oxycoccus palustris	II	II	III		I	V	III	
Epilobium palustre	II	II	I		I	+	I	
C. chordorrhiza	II	II	I			III	II	
Carex capillaris	I	II				+	II	
C. lasiocarpa	+		I			IV		IV
Ranunculus acris	I		III				III	
Phragmites australis	III	III	II	I	II	+		
Salix aurita	I	I	II	II	III			

Frangula alnus	II	II	II	I	I	+		
Triglochin palustre	I	II	I	I	I			
Calliergonella cuspidata	II	II		I	II			
Agrostis stolonifera	I	I	II			+		
Caltha palustris	I		II		I		+	
Vicia cracca	III	II	III					
Scutellaria galericulata	II	II	I					
Tussilago farfara	I	II						
Saxifraga hirculus	+	I						
Dactylorhiza traunsteineri	I		III			+		
Polygala amarella	I		III					
Primula farinosa	I		III					
Luzula pilosa	I		II					
Sphagnum angustifolium	I		II					
Dactylorhiza longifolia	+		I					
Eleocharis quinqueflora	+		I					
Polytrichum strictum				II	II			
Climacium dendroides				I	II		+	
Mentha arvensis				I	II			
Myosotis palustris				I	II			
Breidleria pratensis				I	II			
Cardamine pratensis				I	II			
Sphagnum palustre				I	II			
Carex diandra				I	I	+		
Calluna vulgaris				I	I		+	
Pedicularis palustris					II	II	II	
Carex cinerea				I			II	
Hylocomium splendens					I		+	
Scorpidium scorpioides						II	+	I
Betula nana						II		I
Sarmentypnum sarmentosum						II		I
Eriophorum vaginatum						II		I
Drosera anglica						III	I	
Carex paupercula						II	II	

ТАБЛИЦА 5 (*продолжение*)

Ассоциация	**Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii** ass. nov. hoc loco			Sphagno warnstorfiani—Eriophoretum latifolii Rybniček 1974		Carex flava—Trichophorum—Campylium stellatum	Carex flava—Filipendula—Campylium stellatum	Carex flava—Drepanocladus intermedius
Субассоциация (вариант)		var. Hamatocaulis vernicosus	var. Sphagnum warnstorfii	trichophoretosum alpini Rybniček 1974	typicum Rybniček 1974			
Регион	Россия			Чехословакия		Финляндия		Швеция
Автор публикации	Настоящая публикация			Rybniček 1974		Havas 1961		Sjors 1946
Виды								
Sausurrea alpina						I	I	
Utricularia minor						II	+	
Salix phylicifolia						+	II	
Pyrola minor						I	I	
Salix myrsinites						+	I	
Vaccinium uliginosum						+	I	
Philonotis fontana						+	I	
Galium boreale						+	I	
Calliergon richardsohnii						+	I	
Pinguicula alpina						+	I	
Agrostis tenuis						+	I	
Carex heleonastes						+	+	
Paris quadrifolia						+	+	
Gymnadenia conopsea						+	+	
Sphagnum contortum						+	+	
Equisetum sylvaticum						+	+	
Festuca ovina						+	+	
Scapania paludicola							+	I

Примечание. В 1 синтаксоне встречены: *Meesia triquetra* 2 (I), *Sphagnum capillifolium* 2 (I); *Betula pendula* 3 (II), *Blysmus compressus* 3 (I), *Euphrasia rostkoviana* 3 (I), *Lathyrus pratensis* 3 (II), *Pedicularis sylvatica* 3 (I), *Sieglingia decumbens* 3 (II), *Sphagnum obtusum* 3 (I), *S. teres* (I); *Calliergon trifarium* 4 (III), *Sphagnum subsecundum* 4 (I), *Carex juncella* 4 (+), *C. livida* 4 (+), *C. limosa* 4 (+), *Salix lapponum* 4 (+), *S. myrtilloides* 4 (+), *Oxycoccus microcarpus* 4 (II), *Juncus stygius* 4 (+), *Pseudobrium punctatum* 4 (+), *Pedicularis sceptrum-carolinum* 4 (I), *Sorbus aucuparia* 4 (+); *Hammarbia paludosa* 4 (+), *Warnstorfia exannulata* 4 (+); *Equisetum variegatum* 5 (+), *Rubus saxatilis* 5 (+), *Sphagnum platyphyllum* 5 (+), *Antenaria dioica* 5 (+), *Melica nutans* 5 (I), *Hierochloe odorata* 5 (+), *Pleurozium schreberi* 5 (I), *Vaccinium vitis-idaea* 5 (I), *Calamagrostis purpurea* 5 (+), *Avenella flexuosa* 5 (+), *Alnus incana* 5 (I), *Viola montana* 5 (I), *Scapania irrigua* 5 (II), *Corallorhiza trifida* 5 (+), *Convallaria majalis* 5 (+), *Cerastium holosteoides* 5 (+), *Salix starkeana* 5 (+), *Listera ovata* 5 (I), *Majanthemum bifolium* 5 (+), *Melampyrum pratense* 5 (+), *Gymnocolea inflata* 5 (+), *Calliergon giganteum* 5 (I); *Sphagnum auriculatum* 6 (I).

в пределах ареала весьма заметны, и вопрос о том, следует ли вариант данной растительности из Швеции и Эстонии выделять в отдельную ассоциацию, автор оставляет открытым. Проведенный нами анализ видового состава синтаксонов сообществ с *Schoenus ferrugineus* (табл. 3) в целом подтверждает выводы Tyler (1981). В нашей работе не нашла отражения асс. Thalictrum—Schoenus ferrugineus, выделенная C. Tyler (1981) на основании описаний A. Skogen из северо-западной Норвегии. Ассоциации Oxycoccus—Schoenus ferrugineus и Trichophorum—Schoenus ferrugineus, с нашей точки зрения, следует объединить в асс. Trichophoro—Schoenetum ferruginei Görs 1964. Асс. Myrica—Schoenus ferrugineus, выделенная по описаниям M. Каск (1965) с болота Авасте, имеет узкий ареал, ограниченный южным побережьем Балтийского моря. Она описана на более обводненных и менее богатых по минеральному питанию болотах, мезоевтрофных, а не «extremely rich fen», как сообщества с *Schoenus ferrugineus*, относящиеся к другим ассоциациям. Асс. Primulo—Schoenetum ferruginei северным краем ареала достигает южной Швеции, встречаясь в юго-западной части на побережье (Skåne) и доходя до южного берега оз. Ванери (Östergötland and Västergötland), а также охватывая участок побережья у юго-западного берега Ботнического залива (Uppland) и острова Балтийского моря — Эрланд, Готланд, Сааремаа. На востоке граница ее ареала проходит южнее Псковского озера и вблизи юго-восточного берега Финского залива. Как на северном, так и на восточном крае ареала в сообществах ассоциации нет ряда диагностических видов, но имеются виды, с нашей точки зрения, являющиеся диагностическими для других синтаксонов, причем ранга выше ассоциации. Так, в сообществах асс. Primulo—Schoenetum ferruginei в южной Швеции, так же как и в северо-западной России, отсутствуют обычные для ассоциации в Центральной Европе *Carex davalliana, Valeriana dioica, Tofieldia calyculata, Leontodon hispidus, Schoenus nigricans, Eleocharis quinqueflora*. На территории Швеции отмечены виды, по нашему мнению, являющиеся диагностическими для другого скандинавского «северного» союза — *Carex dioica, Riccardia pinguis, Erica tetralix, Ctenidium molluscum*. На территории России в ее составе появляются виды, диагностические для растительности союза Bistorto—Caricion diandrae, сменяющего Caricion davallianae на евтрофных болотах, расположенных восточнее побережья Финского залива, такие как *Carex diandra, C. dioica, Rumex acetosa, Ligularia sibirica, Pyrola rotundifolia, Juniperus communis, Plagiomnium ellipticum*. Таким образом, по нашему мнению, сообщества с *Schoenus ferrugineus* относятся к 3 ассоциациям, лишь одна из которых, Primulo—Schoenetum ferruginei, несомненно, должна быть включена в союз Caricion davallianae. Асс. Myrico—Schoenetum ferruginei Каск 1964 по совокупности признаков также следует отнести к этому союзу. Однако типичной для него она не является. В ней присутствует ряд диагностических видов союза, но их позиции ослаблены наряду с сильно представленным набором диагностических видов Caricion lasiocarpae Vanden Bergh. in Lebr. et al. 1949. Асс. Trichophoro—Schoenetum ferruginei Görs 1964 следует относить к другому союзу, включающему растительность евтрофных болот Скандинавии. Его отличает большая группа не встречающихся в Центральной Европе видов (табл. 3), так же как и отсутствие основного ядра диагностических видов Caricion davallianae. Вопрос о ее принадлежности к порядку более сложен. Сообщества с *Schoenus ferrugineus*, описанные на территории России, относятся к асс. Primulo—Schoenetum ferruginei, к викарианту Carex dioica, занимающему место на крайне восточном пределе ареала ассоциации. Упоминаемые в ряде наших работ сообщества с *Schoenus ferrugineus* из западной части Вологодской обл. (Боч, Смагин, 1987, 1993; Смагин, 1999) к асс. Primulo—Schoenetum ferruginei не относятся. В них *Schoenus ferrugineus* произрастает в окружении совершенно иных видов, к союзу Caricion davallianae отношения не имеющих.

Не менее интересная картина получается при сравнении видового состава ассоциаций, часто рассматриваемых как синонимы асс. Amblystegio stellati—Caricetum dioicae (табл. 4). Так, в монографии G. M. Steiner (1992) в качестве ее синонимов перечислено около 30 названий, описанных разными авторами на пространстве от Швейцарии до Норвегии и от Англии до Чехословакии. Нами рассматриваются только 3 из них (табл. 4, синтаксоны 14, 26, 29). Но и все остальные, приведенные в табл. 4 синтаксоны, следуя подходу G. M. Steiner, следовало бы относить к ее синонимам. В Центральной Европе утвердилось название чисто скандинавской асс. Carex dioica—Amblystegium stellatum, выделенной H. Osvald в 1925 г. на основании 3 описаний, выполненных на болотах Норвегии. Его описание принято за номенклатурный тип ассоциации. Насколько ее состав соответствует растительности, относимой к ней в Центральной Европе, читатели могут наглядно убедиться сами (табл. 4, синт. 27). В этой же работе H. Osvald выделяет и другую асс. Carex panicea—Amblystegium stellatum, приводимое описание которой (табл. 4, синт. 26) по видовому составу тоже не может быть принято за тип для центральноевропейской ассоциации, но по названию она лучше бы ей соответствовала. Однако было принято название, в котором использован вид, не свойственный болотам Центральной, а характерный для болот Северной Европы. Попытки столь широкого трактования ассоциаций без учета географической специфики относимой к ним растительности и типов болот, на которых она произрастает, приводит лишь к путанице, затрудняющей познание закономерностей распространения растительности. Сравнительный анализ ассоциаций, выделенных в разных странах Европы (табл. 4) под названиями Caricetum paniceae, Campylio—Caricetum dioicae, Campylio—Trichophoretum alpinae, Pinguiculo—Caricetum dioicae, Caricetum hostianae и ряда других близких к ним, показывает, что их не только не стоит рассматривать в качестве синонимов одной ассоциации, но и нельзя включать в состав одного союза. Как и при обзоре сообществ с *Schoenus ferrugineus*, отчетливо выделяются 2 группы синтаксонов, с большими группами диагностических видов (табл. 4). Бесспорно, к союзу Caricion davallianae принадлежат ассоциации группы А (рассмотренные нами Caricetum paniceo-lepidocarpae и Caricetum hostianae) и группы Б (описанные в Центральной Европе и Литве). Между этими 2 группами ассоциаций в Центральной и Восточной Европе имеются различия, аналогичные отмеченным между вышерассмотренными сообществами Primulo—Schoenetum ferruginei. По видовому составу описанные нами ассоциации наиболее близки к тем, что под другими названиями были выделены в Литве Ю. Балявичене (1991). Ассоциации из Скандинавии, по праву носящие название Campylio—Caricetum dioicae, так же как и близкие к ним по видовому составу, встреченные на Британских островах, следует включать в состав отдельного союза, объединяющего растительность евтрофных болот Северной Европы. Наиболее типичными его синтаксонами являются входящие в группу Г (табл. 4). В группу Д включены его же синтаксоны с неполным видовым составом. Ассоциации, описанные на болотах горных областей Германии, Чехии и Польши (табл. 4, группа В), имеют в своем составе группы видов, сближающие их с растительностью как предполагаемого северного союза, так и с Caricion davallianae. K. Rybníček (1974) относил выделенную им асс. Chrysohypno—Trichophoretum alpini Rybníček 1964 (табл. 4, синт. 14) к отдельному союзу Caricion demissae Rybníček 1964.

В табл. 5 приведен видовой состав выделенной нами асс. Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii, самой восточной в союзе Caricion davallianae и не имеющей многих диагностических видов в сравнении с 4 созвучными ей по названиям ассоциациями, описанными H. Sjors (1946) и P. Havas (1961) в Швеции и Финляндии и Rybniček (1974) в горных районах Чехословакии. Прежде всего, из табл. 5 видно, что синонимами они не являются. Общим является лишь наличие крайне редуцированной группы диагностических видов упомянутого союза, из которой здесь остаются *Eriophorum latifolia, Carex flava, C. panicea, Parnassia palustris, Equisetum palustre, Crepis paludosa, Campylium stellatum.* В составе Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii и Sphagno warnstorfiani—Eriophoretum latifolii Rybniček 1974 постоянно встречаются *Epipactis palustris, Juncus articulatus, Briza media, Cirsium palustre.* Они не отмечены в ассоциациях из Швеции и Финляндии, так же как и появившиеся в составе Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii виды диагностические для союза Bistorto—Caricion diandrae: *Bistorta major, Rumex acetosa, Poa pratensis, Carex appropinquata, Plagiomnium ellipticum.* В составе Sphagno warnstorfiani—Eriophoretum latifolii выделяется большая группа только ей свойственных видов, давшая основание Rybniček относить ее к отдельному союзу Caricion demissae Rybniček 1964: *Carex demissa, C. alsatica, C. pulicaris, Agrostis canina, Linum catharticum* и др. (табл. 5). В ее составе есть группа видов, общая с ассоциациями, описанными на севере Европы H. Sjors (1946) и P. Havas (1961): *Carex echinata, Eriophorum polystachion, Limprichtia revolvens, Paludella squarrosa, Festuca rubra.* В синтаксонах же из Швеции и Финляндии присутствует группа диагностических видов предполагаемого «северного» союза: *Baeothryon cespitosum, Riccardia pinguis, Selaginella selaginoides, Tofieldia pusilla, Carex echinata, Rubus arcticus, Bistorta vivipara, Euphrasia frigida, Narthecium ossifragum, Limprichtia revolvens, Scorpidium scorpioides.* Они указывают на принадлежность Carex flava—Trichophorum—Campylium stellatum (Havas, 1961), Carex flava—Filipendula—Campylium stellatum (Havas, 1961) и Carex flava—Drepanocladus intermedius (Sjors, 1946) к «северному» союзу.

Заключение

Растительность союза Caricion davallianae отмечена на болотах Северо-Запада Европейской России. Видовой состав сообществ ассоциаций Primulo—Schoenetum ferruginei, Caricetum hostianae, Caricetum paniceo-lepidocarpae имеет отличия от характерного для Центральной Европы.

На Северо-Западе Европейской России проходит восточная граница распространения этих центрально-европейских ассоциаций евтрофных болот. Сообществ, характерных для подобных болот Скандинавии, в этом регионе России не отмечено.

Восточная граница ареала Caricion davallianae нерезкая, здесь наблюдается географический и синтаксономический континуум. По краю ареала распространены сообщества, имеющие весьма специфический состав и ограниченное распространение, которые следует рассматривать в ранге отдельной выделенной впервые асс. *Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii.*

Благодарности

Выражаю благодарность О. В. Галаниной за указание ряда ценных литературных источников.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00265).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балявичене Ю. Синтаксономо-фитогеографическая структура растительности Литвы. Вильнюс, 1991. 217 с.

Боч М. С., Смагин В. А. Редкие ассоциации болот Северо-Запада европейской части СССР II (Primulo-Schoenetum ferruginei, Caricetum hostianae, Cladietum marisci) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 4. С. 104—111.

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 223 с.

Каск М. К. Растительность болота Аваcте в западной Эстонии. Тарту, 1965. 101 с.

Лайвиньш М., Сварс Д. Растительные сообщества с *Schoenus ferrugineus* на территории Латвии: видовой состав, экология и классификация // Вопросы классификации болотной растительности. СПб., 1993. С. 104—112.

Смагин В. А. Растительность евтрофных болот севера Европейской России // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 75—86.

Смагин В. А. Травяная и травяно-моховая растительность евтрофных болот таежной зоны Европейской России и ее синтаксономия // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 8. С. 1302—1319.

Almquist E. Upplands vegetation och flora. Uppsala, 1929. 623 s.

Braun W. Bestimmungsubersicht für die Kalkflachmoore und deren wichtigsten Kontaktgesellschaften im Bayerischen Alpenvorland // Ber. Bayer. Bot. Gesellsch. Erforschung der Heimischen Flora. 1968. Bd 42. Munchen. S. 109—138.

Dierssen K. Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore NW—Europas. Genève, 1982. 382 S.

Dierssen K., Dierssen B. Vegetation und Flora der Schwarzwaldmoore. Karlsruhe, 1984. 512 S.

Dierssen K., Dierssen B. Moore. Stuttgart (Hohenheim), 2001. 230 S.

Havas P. Vegetation und Ökologie der Ostfinnischen Hangmoore // Ann. Bot. Soc. Vanamo. 1961. Os. 31. N 2. 91 S.

Klika J. O rostlinnych spolecencenstvech stankovanskych travertine a jejich sukcesi // Rozpr. Ces. Akad. Ved. Umeni 44. 1934. S. 1—11.

Koch W. Die Vegetationseinheiten der Linthebene. St. Gallen, 1926. 144 S.

Oberdorfer E. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Jena, 1957. 564 S.

Osvald H. Zur Vegetation der Ozeanischen Hochmoore in Norwegen. Uppsala, 1925. 106 S.

Palczynski A. Bagna jacwieskie (pradolina Biebrzy). Warszawa, 1975. 232 p.

Rybniček K. Die Vegetation der Moore im sudlichen Teil der Bohmisch-Mahrischen Hohe // Vegetace ČSSR. Vol. 6. Praha, 1974. 243 S.

Sjors H. Myrvegetationen I over langanomradet I jamtland // Arkiv for botanik. 1946. Bd 33A. N 6. S. 1—96.

Steiner G. M. Osterreichischer Moorschutzkatalog. 1992. 509 S.

Tyler C. Geographical variation in Fennoscandian and Estonian Schoenus wetlands // Vegetatio. 1981. Vol. 45. P. 165—182.

Tüxen R. Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Hannover, 1937. 170 S.

Wheeler B. D. Plant communities of rich-fen systems in England and Wales // Journ. Ecology. 1980. Vol. 68. P. 365—395.

Vicherek J. Rostlinna spolecenstva raselinnych luk u Vidnavy // Prirodovedecky sbornik Ostravskeho kraje. Acta rerum naturalium districtus Ostraviensis. XIX. 2. 1958. S. 185—221.

SUMMARY

The vegetation of alliance Caricion davallianae Klika 1934 was recorded from rich fens in the North-Western Russia. The eastern border of its distribution is shown on the map. The alliance includes 4 associations: Primulo—Schoenetum ferruginei Koch (1926) Oberdorfer 1957, Caricetum hostianae Issler 1932, Caricetum paniceo-lepidocarpae Braun 1968, and a new association Cariceto flavae—Eriophoretum latifolii, the latter being characterized by a limited number of diagnostic species of the alliance. A detailed comparison of Central and Northern European syntaxa with those described from the North-Western Russia is given. 5 syntaxonomic tables are presented.

УДК 581.526.53 (257) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 7

© О. В. Марынич, Е. И. Рачковская

ДИНАМИКА ВОССТАНОВЛЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЗАЛЕЖАХ В СУХИХ СТЕПЯХ НАУРЗУМСКОГО РАЙОНА КУСТАНАЙСКОЙ ОБЛАСТИ КАЗАХСТАНА

O. V. MARYNICH, E. I. RACHKOVSKAYA.
THE DYNAMICS OF VEGETATION RESTORATION IN FALLOWS OF DRY STEPPES OF THE NAURZUM DISTRICT OF KOSTANAY REGION OF KAZAKHSTAN

ДГП «Институт ботаники и фитоинтродукции»
РГП «Центр биологических исследований» МОН РК
480090 Алма-Ата, ул. Тимирязева, 36
Тел./Факс 8 (327) 263-86-94
E-mail: evra@nets.kz
Поступила 27.05.2007
Окончательный вариант получен 10.12.2007

Изучены процессы восстановления растительного покрова на залежах в сухих степях Казахстана. Динамика восстановления смен сообществ имеет следующую последовательность: первая стадия восстановления растительности на залежах (1—4 года) — бурьянистая (одно-, двулетниковая); вторая — полынная стадия (3—15 лет). Третья стадия — разнотравно-злаковая (возраст залежей выше 15 лет). Участки, на которых восстановилась вторичная целинная степь, начали появляться на супесчаных почвах в этом регионе в 2005—2006 гг. Особое внимание при обследовании залежей уделялось изучению пространственного размещения (структуры) растительности, экологии доминирующих видов и оценке состояния фитоценозов на пробных площадках ключевых участков. Выявлена необходимость неоднозначного подхода к реабилитации залежей, направление которой зависит от стадии восстановления залежей и перспектив использования земельного фонда.

Ключевые слова: сухие степи, залежи, восстановление, Казахстан.

Степи Казахстана занимают около 42.4 % площади территории Республики. Широкомасштабная распашка земель в период освоения целины (1954—1963) привела к полному уничтожению многих равнинных типов степей или к их глубокой антропогенной трансформации.

В конце 1990-х годов вследствие изменения экономической ситуации началось стихийное сокращение посевных площадей и нерегулируемое самозарастание пашни (например, только в Костанайской обл. Казахстана площадь распаханных земель сократилась на 15 %).

Трансформация и уничтожение степных целинных экосистем, истребление флоры и фауны поставили степные регионы на грань экологической катастрофы. Сложившееся положение требует скорейшего внедрения системы рационального степного природопользования. В первую очередь необходима разработка приемов экологической реставрации нарушенных земель, выведенных из сельскохозяйственного оборота. Для решения этой задачи нужна оценка современного состояния залежных земель и изучение динамики восстановительных смен для организации мероприятий по восстановлению растительности залежных земель и перевода их в кормовые угодья.

Нами в течение 3 лет полевых работ (2000—2002 гг.) и последующих эпизодических наблюдений в 2004—2006 гг. изучались процессы восстановления почвенно-растительного покрова сельскохозяйственных угодий, выведенных из оборота, и разрабатывались предложения по экологической реставрации земель. С этой целью была обследована растительность залежей в Наурзумском р-не Костанайской обл. Работы по изучению процессов демутации растительного покрова залежей выполнялись на ключевых участках с различными по механическому составу и химизму почвами (тяжелые и легкие суглинки, супеси, пески, карбонатные, солонцеватые почвы и солонцы).

Природные условия. Обследованная территория расположена в центральной части Тургайской столовой страны, которая входит в состав Северо-Тургайской физико-географической провинции степной зоны (Николаев, 1999).

Тургайская столовая страна простирается между Южным Уралом на западе и Казахским мелкосопочником на востоке. Основную часть территории занимают столово-ступенчатое Тургайское плато и его склоны. Важным структурным элементом в регионе являются древние ложбины стока: меридионально расположенная Тургайская, представляющая крупную эрозионно-тектоническую впадину, и Сыпсынагашская, заполненная супесчано-песчаными отложениями.

Климат региона резко континентальный — жаркое, сухое лето сменяется холодной и малоснежной зимой. Характерны контрасты температур зимы и лета, а также дня и ночи. Район маловодный, наблюдаются засухи, пыльные бури, суховеи в летний период, а зимой снежные метели и бураны. Величина суммарного притока солнечной радиации колеблется в пределах 100—140 ккал/см^2. Годовое количество осадков составляет в среднем 250 мм. Бóльшая часть осадков (70 %) выпадает с апреля по октябрь. Средняя мощность снежного покрова 20 см. Средняя температура января –18 °С, июля +24.4 °С. Абсолютный максимум температуры воздуха достигает +42 °С, абсолютный минимум — –45 °С (Гвоздецкий, Николаев, 1971; Атлас Казахской ССР, 1982).

В северной части Наурзумского р-на распространены умеренно-сухие дерновиннозлаковые степи на темно-каштановых почвах, в южной — сухие ксерофитноразнотравно-дерновиннозлаковые степи на каштановых почвах (Евстифеев, 1966; Рачковская, 2004).

Почвенный покров разных уровней плато и древних ложбин имеет свои особенности. На вершинах и склонах плато высоких уровней преобладают темно-каштановые и каштановые карбонатные, суглинистые почвы. Для более низких уровней плато характерны темно-каштановые супесчаные почвы. Песчаные и рыхло-песчаные почвы распространены на древнеаллювиальных равнинах, террасах ложбин стока и эоловых песках. На приозерных слабодренированных участках и глинистых частях днища ложбин обычны комплексы зональных темно-каштановых или каштановых солонцеватых почв с солонцами. Фрагментарно встречаются солончаки, луговые и лугово-болотные почвы долин рек и озерных котловин.

Согласно ботанико-географическому районированию, территория расположена в Евразиатской степной области в Заволжско-Казахстанской провинции Заволжско-Западноказахстанской подпровинции (Лавренко и др., 1991). До начала периода массового освоения земель на плоских плато с карбонатными, суглинистыми темно-каштановыми почвами было характерно безраздельное господство типчаково-ковылковых степей (*Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*).

Самобытными по структуре сообществ и флоре являются характерные только для региона Тургайских равнин ксерофитноразнотравно-типчаково-ковылковые степи (*Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Tanacetum achilleifolium*, *Galatella tatarica*). Они встречаются на каштановых карбонатных почвах плато, а также на эродированных участках склонов, где третичные глины залегают ближе к поверхности. На супесчаных почвах в регионе преобладают псаммофитноразнотравнотипчаково-тырсовые (*Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*, *Artemisia marschalliana*, *A. austriaca*, *Helichrysum arenarium*) и псаммофитноразнотравно-тырсово-залесскоковыльные, а на песчаных почвах и мелкобугристых песках псаммофитноразнотравно-песчаноковыльные (*Stipa pennata*, *Agropyron fragile*, *Gypsophila paniculata*, *Asperula danilewskiana*) степи.

Широкое распространение получили типы комплексов растительности, в которых встречаются злаковые, преимущественно типчковые, сообщества и полукустарничковые селитрянополынные (*Artemisia nitrosa*), чернополынные (*Artemisia pauciflora*), камфоросмовые (*Camphorosma monspeliaca*), реже кокпековые (*Atriplex cana*), биюргуновые (*Anabasis salsa*) на солонцах.

Методика

Растительный покров изучался с использованием традиционных методов геоботанических исследований: методом детально-маршрутного геоботанического обследования с использованием прибора GPS для определения географических координат, экологического профилирования, описания фитоценозов (Полевая геоботаника, 1972).

Особое внимание уделялось изучению пространственного размещения (структуры) растительности, экологии доминирующих видов и оценке состояния фитоценозов на пробных площадках ключевых участков.

Для наблюдений было выбрано несколько ключевых участков: на карбонатных, суглинистых и тяжелосуглинистых темно-каштановых и каштановых почвах — целинная растительность, типчаково-ковылковые степи; на супесчаных и супесчано-легкосуглинистых темно-каштановых почвах — целинная растительность, псаммофитноразнотравно-залесскоковыльные и псаммофитноразнотравно-типчаково-тырсовые степи. Кроме детально обследованных ключевых участков изучались смены растительности на залежах и на других разновидностях почв. Для каждого участка растительность изучена как на целине, так и на разновозрастных залежах, что позволило воссоздать процесс демутации залежей в регионе.

Пробные площадки на целине и залежах выбирались согласно требованиям к идентичности условий местообитания, сходству видового состава и структуры. Для сравнения целинных и залежных участков учитывалось на основании анализов почв сходство их по механическому составу и химизму.

Геоботанические описания проводились на пробных площадках 100 м^2. При описании растительности учитывали: флористический состав видов; общее проективное покрытие; обилие по шкале Друде; процент покрытия каждого вида, жизненность; фенофазу; характер распределения видов; наличие синантропных видов.

Для оценки организованности травяных сообществ и их сукцессионных тенденций приняты показатели изменения состава и соотношения групп ценоэлементов: уровень варьирования общего числа видов на 100 м^2; изменение соотношения объема групп видов с различной продолжительностью жизни (многолетники, одно-, двулетники), соотношение групп различных жизненных форм растений; доля синантропных видов в составе фитоценоза.

Латинские названия растений приведены согласно сводке С. К. Черепанова (1995).

Результаты и обсуждение

Основным направлением работ являлось изучение восстановительных смен растительных сообществ залежей на различных по механическому составу и химизму почвах (тяжелые суглинки, легкие суглинки, супеси, пески, карбонатные, солонцеватые почвы и солонцы).

Динамика восстановления степей на карбонатных темно-каштановых и каштановых почвах

Целина. Обширные распаханные пространства в регионе приурочены к плоским ступенчатым столово-останцовым плато с абсолютными высотами 260—290 м. Территория сложена миоценовыми, песчано-глинистыми континентальными отложениями, перекрытыми слоем четвертичных, бурых иловатых суглинков и глин. На склонах плато обычны выходы третичных глин на поверхность.

Почвенный покров плато очень однородный и представлен темно-каштановыми карбонатными почвами на севере района и каштановыми карбонатными на юге. Почвы отнесены к пахотопригодным землям и все плато Тургайской столовой страны были распаханы в период массового освоения целины.

До массовой распашки на плато преобладали ковылковые степи, которые относят к одной из ксерофитных формаций степного Казахстана. Ковылковые степи занимали ранее обширные пространства в Казахстане на равнинах Зауралья, Тургайского плато и Приишимских равнинах. Основной доминант сообществ (*Stipa lessingiana*) в пределах подзоны сухих степей является преимущественно кальцефитно-степным видом, приуроченным к почвам с повышенным содержанием карбонатов.

Фитоценотическая характеристика данного типа целинных степей представлена в работе Т. И. Исаченко и Е. И. Рачковской (1961).

Нами проведено изучение смен сообществ на залежах с темно-каштановыми карбонатными суглинистыми почвами (Евстифеев, 1966). На целинном участке содержание гумуса в почвах на глубине 0—20 см составляло в среднем 4 %. Для этих условий описан участок целинной типачково-ковылковой (*Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*) степи с небольшим участием ксерофитного разнотравья (*Tanacetum achilleifolium*, *Galatella tatarica*), примыкающий к распаханным землям плато.

Типчаково-ковылковые степи с ксерофильным разнотравьем бедны по видовому составу. На площади в 100 м^2 в них насчитывается обычно 25—30 видов, а на 2 м^2 — не более 10 видов.

По составу жизненных форм полукустарнички составляют 18 %, плотнодерновинные злаки — 15, рыхлодерновинные злаки — 7, корневищные — 4, травянистые длительновегетирующие многолетники — 30, гемиэфемероиды — 19, эфемероиды — 7 %.

Как показывает анализ видового состава, длительновегетирующие злаки составляют 26 % от общего числа видов, но по обилию преобладают в травостое. Доминантная роль в сообществах принадлежит плотнодерновинному ксерофильному ковылю (*Stipa lessingiana*). В качестве постоянных содоминант выступают также плотнодерновинные злаки — *Festuca valesiaca* и *Stipa sareptana*. Характерно постоянное присутствие злаков: мелкодерновинного *Koeleria cristata*, рыхлокустового *Agropyron pectiniatum* и корневищного *Leymus ramosus*. Роль разнотравья в строении данного сообщества относительно невелика. Зарегистрировано

17 видов травянистых многолетников, но по общему проективному покрытию эта группа растений, по нашим данным, составляет не более 6 %. В качестве обычных для данного типа степей видов длительновегетирующих многолетников следует назвать *Galatella tatarica*, *Tanacetum achilleifolium*, *Phlomis agraria*. Характерными элементами разнотравья являются в этих степях гемиэфемероиды (*Nepeta ukrainica*, *Scorzonera stricta*, *Serratula cardunculus*) и эфемероиды (виды родов *Tulipa* и *Gagea*).

В сообществе преобладают растения со стержнекорневой и мочковатой корневой системой, а также характерны корневищные виды. Рудеральные элементы (сорняки) отсутствуют.

Залежи. При распашке типчаково-ковылковых степей происходит уничтожение сообществ и изменение почвенного покрова.

Основная предшествующая культура на этих землях — пшеница.

Почвы залежных участков пахотные темно-каштановые карбонатные, по механическому составу — суглинистые. Прослеживается значительная потеря гумуса в почве. На глубинах 0—20 см его содержание в сравнении с целинными участками уменьшилось на 2 %.

Первая стадия зарастания залежей — латуковая. Общее проективное покрытие составляет 80—90 %. Количество зарегистрированных видов 7. Основными доминантами являлись латуки (*Lactuca serriola*, *L. tatarica*), которые часто представлены почти в равном обилии. Присутствует и бодяк (*Cirsium setosum*), который с возрастом залежи постепенно увеличивает обилие. Характерны также такие сорняки, как *Barbarea stricta*, *Convolvulus arvensis*, *Avena fatua*. Часто встречается *Bassia sedoides*. По составу жизненных форм все виды двулетники (4 вида) и однолетники (3 вида).

При обследовании больших площадей мы установили, что после первого и второго года зарастания на залежах представлены монодоминантные латуковые группировки, на третий год — бодяково-латуковые и на четвертый — практически чисто бодяковые с покрытием 80—90 %.

Флористический состав в бодяковых группировках почти не меняется, но происходит изменение состава доминантных видов. На смену стержнекорневым *Lactuca serriola* и *L. tatarica* приходит корнеотпрысковый вид *Cirsium setosum*. Количество зарегистрированных видов на бодяковой залежи на 3-й год наблюдений достигло 20 видов, из них однолетников и двулетников по 11 видов, многолетников — по 9 (табл. 1).

Значительный интерес представляет структура залежей по составу микрогруппировок в бодяковой стадии. Бодяковые группировки занимали 80 % площади, а латуковые — всего 6.0 %. Здесь также остались участки овсюговых микрогруппировок (7 %), более характерные для латуковой стадии. Встречаются группировки с доминированием мелколепестника *Conyza canadensis* — 6 %.

Микрогруппировки — особые структурные образования, свойственные преимущественно неустойчивым динамичным сообществам. Образование микрогруппировок на залежах, по мнению Т. А. Работнова (1983), обусловлено рядом причин: а) клоновой, связанной с особенностями вегетативного размножения растений; б) эпизодической, обусловленной случайностью в распределении зачатков растений и в приживаемости их всходов; в) эдафотопической, связанной с неоднородностью эдафотопа.

На залежах 8-го года были отмечены единичные поселения степных растений *Artemisia semiarida*, *Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Galatella tatarica* в бодяковом сообществе. Для плато, ранее занятых типчаково-ковылковыми степями,

ТАБЛИЦА 1

Изменение флористического состава сообществ залежей на месте типчаково-ковылковых степей на темно-каштановых карбонатных почвах

Название видов	Год исследования		
	2000	2001	2002
	Растительное сообщество		
	Бодяково-латуковое (Lactuca serriola, Cirsium setosum) ОПП 80—90 %	Бодяковое (Cirsium setosum) ОПП 90—95 %	Бодяковое (Cirsium setosum) ОПП – 100 %
Achillea nobilis	—	—	un
Alyssum turkestanicum	—	—	un
Artemisia austriaca	—	—	sol; <1
A. procera	—	—	un
Avena fatua	—	sol; >1	sol; >1
Barbarea stricta	sp; 3—5	un-sol; >1	sol-sp; 1
Bassia sedoides	sol-sp; 2—3	sol-sp; 2—3	sp; 2—3
Chenopodium album	sol; >1	—	—
C. sp.	—	—	un
Cirsium setosum	cop_1(gr); 20	cop_{2-3}; 65—70	cop_2; 70—80
Convolvulus arvensis	sol; >1	sol; >1	—
Conyza canadensis	—	sp (gr); 5	sol-sp; 2—3
Festuca valesiaca	—	—	un
Galatella tatarica	—	—	un
G. villosa	—	—	un
Koeleria gracilis	—	—	un
Lactuca serriola	cop_{1-2} (пятна cop_3) 30	sol-sp; 2—3	—
L. tatarica	sp; 15	sp-cop_1; 15—20	sol; 1—2
Rumex stenophyllus	—	—	un
Senecio jacobea	—	—	un
Stipa tessingiana	—	—	un
Tragopogon capitatus	—	sol	sol; >1
Общее количество видов	7	9	20

Примечание. Здесь и в табл. 3 обилие дано по Друде и проективное покрытие в %.

не удалось обнаружить залежей более старого возраста. Эти земли являются лучшими пахотопригодными землями региона, возникновение массивов залежей на них было связано с временными экономическими трудностями, которые постепенно преодолеваются. В 2002 г. уже наблюдалась активная распашка заброшенных земель под посевы пшеницы.

В период массового освоения целины в пределах обследованного региона были распаханы не только типчаково-ковылковые степи на суглинистых карбонатных темно-каштановых почвах плато, но и ромашниково-типчаково-ковылковые (*Stipa lessingiana*, *Tanacetum achilleifolium*) степи склонов плато и ксерофитноразнотравно-ковылковые (*Stipa lessingiana*, *Tanacetum achilleifolium*, *Galatella tatarica*) с обилием *Limonium sareptanum* на тяжелосуглинистых карбонатно-солонцеватых почвах днища Тургайской ложбины. Для этих сообществ ковылковой формации также отмечено как существование лактуковых и бодяковых сообществ в бурьянистой стадии, так и формирование на залежах своеобразной полынной стадии с преобладанием *Artemisia semiarida* (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Схема демутации залежей на основных разновидностях почв в подзоне сухих степей (Наурзумский р-н, Костанайская обл.)

Почвы	Стадии демутации (сукцессионный ряд сообществ)							Целинное сообщество
	Бурьянистая		Полынная				Злаковая	
			сорнотравно-полынная		злаково-полынная			
Темно-каштановые карбонатные	Латуковая (*Lactuca serriola*, *L. tatarica*, *Cirsium setosum*) → Бодяковая (*Cirsium arvense*, *Lactuca serriola*, *L. tatarica*, *Convolvulus arvensis*, *Tragopogon capitatus*, *Bassia sedoides*)	→	—	→	—	→	—	Типчаково-ковылковое с ксерофитным разнотравьем (*Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Galatella tatarica*, *Tanacetum achileifolium*)
Темно-каштановые карбонатно-солонцеватые	Латуковая с однолетними солянками (*Lactuca serriola*, *L. tatarica*, *Petrosimonia triandra*)	→	Сорнотравно-полынная (*Artemisia semiarida*, *Lactuca serriola*, *L. tatarica*, *Petrosimonia triandra*)	→	—	→	Ксерофитноразнотравно-полынная (*Artemisia semiarida*, *Tanacetum achileifolium*)	Типчаково-ковылковое с полынью (*Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Artemisia semiarida*)
Темно-каштановые супесчаные	Сорнотравная (*Berteroa incana*, *Lepidium apetalum*, *Achillea nobilis*, *Artemisia sieversiana*)	→	Однолетнесорнотравно-полынная (*Artemisia marshalliana*, *A. sieverstana*, *Lepidium apetalum*, *Berteroa incana*, *Achillea nobilis*)	→	Псаммофитноразнотравно-злаково-маршалловополынная (*Artemisia marshalliana*, *A. pontica*, *Agropyron peclinatum*, *Koeleria cristata*, *Potentilla glaucescens*, *Helichrysum arenarium*, *Achillea micrantha*)	→	Псаммофитноразнотравноковыльно-тонконоговая (*Koeleria gracilis*, *Stipa capillata*, *S. pennata*, *S. zalesskii*, *Potentilla glaucescens*, *Scorzonera ensifolia*)	Псаммофитноразнотравно-тонконогово-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *Koeleria cristata*, *Festuca valesiaca*, *Artemisia marshalliana*, *Potentilla glaucescens*, *Scorzonera ensifolia*)

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Почвы	Стадии демутации (сукцессионный ряд сообществ)							Целинное сообщество
	Бурьянистая		Полынная				Злаковая	
			сорнотравно-полынная		злаково-полынная			
Темно-каштановые легкосуглинистые	Тысячелистниковая (*Achillea nobilis*, *Artemisia scoparia*, *Euphorbia seguierana*)	→	–	→	Полынная (*Artemisia dracunculus*, *A. austriaca*)	→	Полынная (*Artemisia dracunculus*, *A. austriaca*, *Koeleria gracilis*, *Stipa capillata*)	Типчаково-тырсовая с псаммофитами (*Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*, *Artemisia marshalliana*)
Солонцы степные и темно-каштановые солонцеватые	Петросимониевое (*Petrosimonia triandra*)	→	Однолетнесолянково-полынные (*Artemisia nitrosa*, *Salsola collina*, *Polygonum patulum*, *Bassia sedoides*)	→	Типчаково-полынная (*Artemisia nitrosa*, *A. austriaca*, *Festuca valesiaca*)	→	–	Комплекс типчаково-селитрянополынных (*Festuca valesiaca*, *Artemisia nitrosa*), грудницево-типчаковых (*Galatella villosa*, *Festuca valesiaca*), австрийскополынно-типчаковых (*Artemisia austriaca*, *Festuca valesiaca*)
Солонцы степные и корковые	Однолетниковое (*Polycnemum majus*, *Bassia sedoides*, *Polygonum* sp.)	→	Однолетнесолянково-полынная (*Artemisia nitrosa*, *A. pauciflora*, *Polycnemum majus*, *Bassia sedoides*)	→	–	→	–	Комплекс грудницево-типчаково-селитрянополынных (*Galatella villosa*, *Festuca valesiaca*, *Artemisia nitrosa*), чернополынных (*A. pauciflora*), селитрянополынно-тырсиково-типчаковых (*A. nirosa*, *Stipa sarepta-na*, *Festuca valesiaca*)

Проведены наблюдения и над восстановлением степей на залежах в южнее расположенной сухостепной подзоне на каштановых почвах. Выявлено, что на тяжелосуглинистых карбонатных каштановых почвах иная инициальная стадия зарастания распаханных земель — сурепковая с господством *Barbarea stricta* (табл. 2). Эта стадия более длительная и продолжается не менее 10—12 лет. Очень медленно происходит постепенное внедрение злаков на таких залежах. Активную роль на них играет ковылок (*Stipa lessingiana*).

Динамика восстановления степей на темно-каштановых супесчаных почвах

На полого-наклонной равнине Докучаевского плато с темно-каштановыми супесчаными почвами сохранились целинные псаммофитноразнотравно-залесскоковыльные (*Stipa zalesskii*) степи и имеются массивы залежей.

Почвенные анализы подтвердили сходство в механическом составе почв (супесь) двух сравниваемых участков (целина и залежь) и не выявили значительной потери гумуса в почвах залежи в полынной стадии.

Целина. Растительность целинного участка представлена псаммофитноразнотравно-тонконогово-залесскоковыльными степями, относящимися к формациям ковыля Залесского (или ковыля красного). Данная формация является мезофитной формацией в степном типе растительности (Исаченко, Рачковская, 1961). В подзоне сухих степей залесскоковыльные степи встречаются только в условиях хорошей влагообеспеченности на почвах легкого механического состава или в условиях дополнительного увлажнения.

Легкий механический состав почв обусловливает значительную влагообеспеченность местообитаний, в связи с чем псаммофитноразнотравно-залесскоковыльные степи отличаются значительной видовой насыщенностью и сложностью синузиального строения. На 100 м^2 в среднем регистрируется 30—40 видов, общее проективное покрытие — 85 %. В описанном нами сообществе отмечено 38 видов (табл. 3).

По составу жизненных форм полукустарнички составляют 13.0 %, злаки плотнодерновинные — 10.5, злаки рыхлодерновинные — 2.6, травянистые длительновегетирующие многолетники — 63.1, коротковегетирующие многолетники — 2.6, двулетники — 5.2 %.

Эдификатором этих сообществ является мезоксерофильный плотнодерновинный злак — ковыль Залесского (*Stipa zalesskii*). К доминантным видам относятся тонконог (*Koeleria cristata*), типчак (*Festuca valesiaca*) и тырса (*Stipa capillata*), иногда мятлик луковичный (*Poa bulbosa*). Разнотравье представлено песчано-степными (*Potentilla glaucescens*, *Scorzonera ensifolia*, *Dianthus borbasii*), степными (*Galium ruthenicum*, *Hieraceum virosum*) видами и полынью Маршалла (*Artemisia marschalliana*) (табл. 3).

Залежь. В 2000 г. были начаты наблюдения за ходом восстановления растительности залежи на месте посевов пшеницы; возраст залежи — 14 лет. Она представляла собой полынную стадию зарастания с единичными злаками (Марынич и др., 2002а, б).

Растительность данной залежи характеризуется неоднородной горизонтальной структурой и мощным развитием растений. В 2000 г. здесь был отмечен 41 вид (табл. 3). Столь значительное видовое разнообразие обусловлено тем, что на данной стадии зарастания залежи в составе сообществ присутствуют как сорные виды, так и виды из целинных степей.

ТАБЛИЦА 3

Динамика флористического состава сообществ залежей
на супесчаных темно-каштановых почвах

Название видов	Целина	Залежь				
	Год исследования					
	2000	2000	2001	2002	2003	2004
	Сообщества, группировки					
	1	2	3	4	5	6
Деревья						
Ulmus pumila	—	—	—	—	un	un
Кустарники						
Spiraea hypericifolia	—	un	—	un	un	un
Кустарнички						
Ephedra distachya	sol; <1	—	—	—	—	—
Полукустарнички						
Alyssium tortuosum	sol; <1	—	—	—	—	—
Artemisia austriaca	sol; 1	sol; 1—2	sol; 1—3	sp; 5—7	sol; 1	sp-cop$_1$; 10—15
A. marschalliana	sol; 3—5	sol; <1	sp; 10—15	cop$_{1-2}$; 45—50	cop$_1$; 30—35	sp-cop$_1$; 30—35
Onosma simplicissima	sol; <1	—	—	—	—	—
Thymus marschallianus	sol; <1	—	sol; 1	—	—	—
Злаки						
а) плотнодерновинные						
Festuca valesiaca	sp; 5—7	—	—	sol; <1	sol; 1	sol; 1—3
Koeleria criatata	sp; 10—15	sol; <1	sol; 1—3	sp; 10	sol-sp; 5—7	sol; 2—4
Stipa capillata	sol; 3—5	sol; <1	sol-sp; 3—5	sp; 7—10	un	sp; 10—12
S. lessingiana	—	—	sol; 1	—		
S. pennata	—	—	—	sol; 1	sol; 1—3	sol; 5—7
S. zalesskii	cop$_1$; 40—55	—	sol; 1	un	—	sol; 3—5
б) рыхлодерновипные						
Agropyron fragile	—	—	sol-sp; 1—3	—	un	—
A. pectinatum	—	—	—	sol; 1—3	sp; 7—10	sol-sp; 5—10
Cleistogenes squarrosa	sol; 1	un	sol; 2—3	sol; 1—3	sol; 1	sol; 1
Poa bulbosa	—	—	—	—	sol	—
P. stepposa	—	sol; <1	sol;	un	—	—
в) корпевищные						
Calamagrostis epigeios	—	un	un	—	—	—
Elytrigia repens	—	un	un	—	—	—
Осоки						
Carex supina	un		sol-sp; 3—5	sol; 2—3	sol; 1	sol; 1
Многолетники травянистые						
Achillea micrantha	sol; 1—3	sol; 1	sp; 3—5	sp; 3—5	sol; 1	sol; 1—3
A. nobilis	sol; 1	sp; 10	sol; 1	sp; 5—7	sol; 1	—

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Название видов	Целина	Залежь				
	Год исследования					
	2000	2000	2001	2002	2003	2004
	Сообщества, группировки					
	1	2	3	4	5	6
Adonis wolgensis	un	—	—	—	—	—
Artemisia dracunculus	—	sp; 3—5	sp; 3—5	sol; 1—3	sol; 1	un
A. pontica	—	—	sp; 5—7	sol; 4—5	sol-sp; 10—15	sol; 1—3
Astragalus testiculatus	—	—	sol; <1	un	un	un
Centaurea scabiosa	un	—	sol; <1	un	—	—
C. sibirica	sol; <1	—	sol-sp; 2—4	—	—	—
Dianthus borbasii	un	un	sol; <1	un	—	—
D. squarrosus	un	—	—	—	—	—
Chondrilla breviostris	—	sol; <1	sol; <1	un	—	un
Echinops ritro	sol; <1	—	—	un	un	un
Euphorbia seguieriana	sol; 1	—	—	—	—	un
Falcaria sioides	—	—	sol; <1	sol; <1	un	un
Galatella angustissima	sol; <1	un	un	—	—	—
G. villosa	sol; <1	—	un	—	—	—
G. ruthenicum	sol; 1	sol; 1	sol; <1	sol; 1	un	sol; <1
Goniolimon speciosum	un	un	sol; <1	un	un	—
Gypsophila paniculata	sol; 1	sol; 1—2	sol; 1	—	—	un
Helichrysum arenarium	sol; 1—3	sol; 1	sp; 3—5	sp; 1—3	sol; <1	sol; 1—3
Hieracium virosum	sol; <1	un	sol; 1	un	un	un
H. echioides	sol; <1	un	—	un	sol; 1	un
Inula britannica	—	un	—	—	—	—
Jurinea cyanoides	sol; <1	—	—	—	—	—
Linaria genistifolia	—	un	un	sol; <1	un	—
Medicago romanica	—	sol; <1	sol-sp; 1—3	sol; 1	—	—
Onobrychis sibirica	—	—	—	un	—	—
Potentilla canescens	sol; 1	sol-sp; 5—7	sol-sp; 3—5	un	sol; 1	—
P. glaucescens	sol; 1	sol; 1—3	sol-sp; 2—4	sol; 1—3	sp-sol; 5—7	sol; 1
Pulsatilla sp.	sol; <1	—	—	—	—	—
Scorzonera ensifolia	sol; 1	sol; 1	sol; 1—3	un	sol; 1	—
Seseli ledebourii	sol; 1	—	—	—	—	—
Syrenia saliculosa	sol; <1	—	un	—	—	un
Tragopogon sp.	—	—	—	—	un	—
Verbascum phoeniceum	un	un	un	un	un	—
Veronica spicata	—	—	sol; <1	un	sol; <1	—
V. spuria	sol; 1	—	sol; <1	un	—	un
Двулетники и однолетники						
Alyssum turkestanicum	—	—	—	sol; 1	sol; 1	—
Artemisia sieversiana	—	sp-cop$_1$; 45—50	sp; 10—15	sp; 7—8	un	—
Berteroa incana	—	sol; 2—4	sol; 1—3	sol; 1	sol; 1	sol; <1
Centaurea squarrosa	—	—	—	—	—	un

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Название видов	Целина	Залежь				
	Год исследования					
	2000	2000	2001	2002	2003	2004
	Сообщества, группировки					
	1	2	3	4	5	6
Ceratocarpus arenarius	—	sol; <1	—	—	—	—
Chenopodium urbicum	—	un	—	—	—	—
Convolvulus arenarius	—	—	—	un	sol; 1	un
Conyza canadensis	—	sol; 1—2	sol; <1	sol; <1	sol; <1	—
Kochia laniflora	—	sol; 1—3	sp-cop$_1$; 30—35	sp; 5—7	sol; <1	sol; <1
Lactuca serriola	—	—	—	—	un	—
L. tatarica	—	sol; 1—3	—	un	un	un
Lepidium ruderale	—	—	sol; <1	—	—	sol;
Melilotus albus	—	—	—	un	un	—
M. officinalis	—	sol; <1	sp; 5—7	sol; 1	sol; 1—3	—
Onosma polychromum	—	un	sol; <1	un	un	un
Polygonum patulum	—	sol; 1	sol; <1	—	—	—
Rumex marschallianus	—	—	—	un	un	—
Salsola collina	—	un	un	—	—	—
Senecio jacobea	un	un	sol; <1	sol	un	—
Silene wolgensis	—	un	sol; <1	—	—	—

Примечание. Сообщества: 1 — псаммофитноразнотравно-тонконогово-залесскоковыльное, 2 — полынное, 3 — сорнотравно-полынное, 4 — разнотравно-полынное, 5 — злаково-псаммофитноразнотравно-маршалловополынное, 6 — псаммофитноразнотравно-злаково-маршалловополынное.

По наблюдениям 2000 г., доминантом являлась полынь Сиверса (*Artemisia sieversiana*). Кроме того, здесь было отмечено еще 3 вида полыней — *A. marschalliana*, *A. austriaca* и *A. dracunculus*.

Растительный покров залежи по данным 2000 г. имел мозаичный характер и был образован рядом микрогруппировок с доминированием: 1) однолетников (*Lepidium apetalum*, *Polygonum patulum*), 2) икотника (*Berteroa incana*, *Koeleria cristata*, *Poa stepposa*), 3) полыни Сиверса (*Artemisia sieversiana*), 4) полыни Маршалла (*Artemisia marschalliana*, *Stipa sareptana*, *S. capillata*), 5) тысячелистника (*Achillea nobilis*, *Potentilla glaucescens*).

В целом на этой залежи было отмечено 11 сорных видов. Однако в составе сообществ заметно и участие злаков (9 видов), что является признаком восстановления ковыльной степи. Соотношение групп растений различных жизненных форм представлено в табл. 4. По сравнению с целинными сообществами на залежи снижена роль травянистых многолетников и полукустарничков, в то же время в составе сообществ обильны одно- и двулетники.

В 2001 г., менее засушливом, чем предыдущий, изменился общий аспект сообщества и обилие многих видов. В первую очередь значительно возросло обилие полыни Маршалла (всходы, молодые особи), отмечена очень хорошая жизненность взрослых особей. Сократилось обилие полыни Сиверса. В 2001 г. растительность залежи также характеризовалась неоднородной горизонтальной структурой. На ней было зарегистрировано 49 видов, из них 11 сорных.

ТАБЛИЦА 4

Изменение параметров целинных и залежных сообществ на супесчаных темно-каштановых почвах

Жизненные формы	Сообщества					
	Целинные	Залежные				
	Год исследования					
	2000	2000	2001	2002	2003	2004
	Видовая насыщенность на 100 м^2					
	38	41	49	49	46	35
Злаки многолетние						
1) длительновегетирующие						
а) плотнодерновинные	4 (10.5)	2 (4.9)	4 (8.2)	5 (10.2)	4 (8.7)	5 (14.3)
б) рыхлодерновинные	1 (2.6)	3 (7.3)	3 (6.1)	3 (6.1)	3 (6.5)	2 (5.7)
в) корневищные	—	2 (4.9)	2 (4.1)	—	—	—
2) коротковегетирующие рыхлодерновинные	—	—	—	—	1 (2.2)	—
Кустарники	1 (2.6)	1 (2.4)	—	1 (2.0)	1 (2.2)	1 (2.9)
Полукустарнички	5 (13.2)	1 (2.4)	3 (6.1)	2 (4.1)	3 (6.5)	2 (5.7)
Деревья	—	—	—	—	—	1 (2.9)
Многолетники травянистые						
а) длительновегетирующие	24 (63.1)	21 (51.2)	25 (51.0)	26 (53.1)	20 (43.9)	17 (48.61)
б) коротковегетирующие (эфемероиды)	1 (2.6)	—	1 (2.0)	1 (2.0)	1 (2.2)	1 (2.9)
Двулетники	2 (5.3)	5 (12.2)	6 (12.2)	5 (10.1)	6 (13.4)	4 (11.4)
Одно-двулетники	—	1 (2.4)	1 (2.0)	1 (2.0)	2 (4.3)	—
а) длительно-вегетирующие	—	5 (12.2)	3 (6.1)	4 (8.2)	4 (8.7)	1 (2.9)
б) коротковегетирующие (эфемеры)	—	—	1 (2.0)	1 (2.0)	1 (2.2)	1 (2.9)

Примечание. Цифры — число видов, в скобках — доля, %.

В 2002 г. на залежи также присутствовало 49 видов, из них — 9 сорных. Состав микрогруппировок, выявленных в пределах данного ключевого участка в 2002 г., изменился по отношению к 2001 г. (табл. 5). По площади преобладали злаково-разнотравно-маршалловополынные (64.5 %), образованные видами, характерными для естественных сообществ умеренно-сухих степей. Псаммофитноразнотравные (с преобладанием *Achillea micrantha*, *Potentilla glaucescens* и *Helichrysum arenarium*) были представлены на 5.5 % площади. По сравнению с 2001 г. несколько возросла роль полынных группировок: австрийскополынные (4.0 %), понтийскополынные (4.0 %). Значительно увеличилась площадь злаковых группировок (*Koeleria gracilis*, *Cleistogenes squarrosa*, *Stipa pennata*, *Agropyron pectinatum*) — 15.5 %. Среди группировок с доминированием сорных видов (всего 6.5 % площади) значительно уменьшилась доля икотниковых (*Berteroa incana*) и кохиевых (*Kochia laniflora*), но появилась однолетнеполынная (*Artemisia sieversiana*). Мелколепестниковые (*Conyza canadensis*) и вьюнковые (*Convolvulus arvensis*) микрогруппировки в 2002 г. отмечены не были.

В 2003 г. на залежи зарегистрировано 46 видов, из них 12 сорных. В этом году также была отмечена тенденция увеличения площади группировок, доминан-

ТАБЛИЦА 5

Соотношение микрогруппировок в растительном покрове злаково-разнотравно-полынной залежи на темно-каштановых супесчаных почвах

Микрогруппировки	Площадь, занимаемая микрогруппировками (% от общей площади участка)		
	2001 г.	2002 г.	2003 г.
Злаково-разнотравно-маршалловополынные (*Artemisia marshalliana, Herbae psammophytica, Stipa capillata, Koeleria gracilis*)	38.8	64.5	18.1
Маршалловополынные (*Artemisia marshalliana*)	—	—	35.3
Злаково-маршалловополынно-разнотравные (*Herbae psammophytica, Artemisia marshalliana, Stipa capillata, Koeleria gracilis, Agropyron pectinatum*)	—	—	13.7
Псаммофитноразнотравные (*Achillea micrantha, Helichrysum areanarium*)	7.0	5.5	3.3
Злаковые (*Koeleria gracilis, Cleistogenes squarosus, Agropyron pectinatum, Stipa pennata*)	4.0	15.5	18.3
Понтийскополынные (*Artemisia pontica*)	1.5	4.0	2.0
Австрийскополынные (*Artemisia austriaca*)	3.3	4.0	6.4
Однолетнеполынные (*Artemisia sieversiana*)	—	3.5	—
Кохиевые (*Kochia laniflora*)	15.6	0.5	—
Икотниковые (*Baerteroa incana*)	20.9	2.5	—
Мелколепестковые (*Conyza canadensis*)	5.2	—	—
Вьюнковые (*Convolvulus arvensis*)	3.4	—	—
Донниковые (*Melitotus officinalis*)	—	—	2.8

тами которых являлись виды — «целинники». Так, появились маршалловополынные (35.3 %), злаково-маршалловополынно-разнотравные (13.7 %) группировки (*Artemisia marschalliana, Stipa capillata, Koeleria gracilis, Agropyron pectinatum*) и возросла роль злаковых группировок, наиболее близких по составу к естественным сообществам (табл. 5). Кроме того, о значительном прогрессе восстановления степей свидетельствовал более однородный покров залежи (в 2003 г. сгладились границы между «пятнами», образуемыми различными группировками). Соотношение групп видов различных жизненных форм и экологии представлено в табл. 4.

В 2004 г. растительный покров залежного участка был представлен псаммофитноразнотравно-злаково-маршалловополынным фитоценозом и имел практически однородный характер. Значительно увеличилась доля степных злаков (табл. 3).

Поразительны данные по характеристике данного участка, полученные в 2006 г. Установлено, что доминирующую роль на 20-м году жизни залежи на супесчаных почвах уже играют дерновинные злаки. Основным доминантом является тонконог (*Koeleria gracilis*).

Динамика восстановления степей на темно-каштановых легкосуглинистых почвах

Целинная растительность представлена обычно тырсовыми степями (*Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*) с участием псаммофитов (*Artemisia marschalliana*, *Potentila glaucescens*). На залежах в бурьянистой стадии на таких субстратах характерны тысячелистниковые (*Achillea nobilis*, *Artemisia scoparia*, *Euphorbia seguierana*) сообщества, а для полынной стадии обычно разрастание полынка (*Artemisia austriaca*) и эстрагона (*Artemisia dracunculus*) (табл. 2).

Динамика восстановления степей на залежах на темно-каштановых солонцеватых почвах в комплексе с солонцами

В Тургайской ложбине на равнинах низкого гипсометрического уровня нами изучен ход восстановительных смен на солонцеватых почвах и солонцах, который имеет свои особенности. Целинная растительность была представлена комплексом селитрянополынно-типчаковых (*Festuca valesiaca*, *Artemisia nitrosa*), грудницево-типчаковых (*Festuca valesiaca*, *Galatella tatarica*) и австрийскополынно-типчково-тырсовых (*Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*, *Artemisia austriaca*) сообществ.

На первой стадии зарастания в этих условиях преобладают однолетнесолянковые группировки. Среди них наиболее распространенными являются петросимониевые (*Petrosimonia triandra*). Их отличают высокая сомкнутость (до 90 %) и монодоминантность. Примесь других видов единична. В их числе следует назвать *Polycnemum majus*, *Bassia sedoides*, *Polygonum patulum*, *Amaranthus blitoides*. Дифференциация растительности на микрогруппировки не прослеживается.

Однолетнесолянковые группировки сменяют петросимониево-селитрянополынные и селитрянополынные сообщества (табл. 2). В них преобладает *Artemisia nitrosa* — один из характерных доминантов степной зоны Казахстана на солонцеватых почвах и солонцах. В небольшом обилии встречаются *A. pauciflora*, *Kochia prostrata*, *Salsola laricina*, *Limonium gmelinii*, *Aneurolepidium ramosum*, *Psathyrostachys juncea*, *Bassia sedoides*, *Descurania sophia*.

Растительный покров на залежах в полынной стадии носит пятнистый характер, повторяя рисунок первичного комплексного растительного покрова. Отмечены следующие группировки: петросимониевые, петросимониево-селитрянополынные с *Salsola laricina*, селитрянополынные разной сомкнутости (от 20—60 %).

Заключение

Согласно нашим наблюдениям, ход восстановления обследованных залежей отличается от классической схемы восстановления растительности распаханных земель в европейских степях (Лавренко, 1940, 1980): стадия одно-, двулетних сорняков (бурьянистая стадия) → стадия корневищных растений → стадия дерновинных злаков → стадия вторичной целины.

Динамика изученных нами восстановительных смен сообществ имеет следующую последовательность: первая стадия восстановления растительности на залежах (1—4 года) — бурьянистая (одно-, двулетниковая); далее следует полынная стадия (3—15 лет), которую можно подразделить на 2 варианта: бурьянисто-полынный и злаково-полынный. Полынная стадия выражена на залежах в континентальных умеренно-сухих и сухих степях Казахстана.

Третья стадия — разнотравно-злаковая (возраст залежей выше 15 лет). Участки, на которых восстановилась целинная степь, начали появляться на супесчаных почвах в этом регионе в 2005—2006 гг. В период исследования ключевых участков (2000—2002 гг.) их еще не было, так как большинство залежей находилось в возрасте 12—14 лет.

В результате анализа полученных данных было выявлено следующее.

1. Бурьянистые и полынные стадии на разных по механическому составу и химизму почвах представлены группировками, хорошо отличающимися по набору доминант и характерных видов. На бурьянистой стадии на карбонатных темно-каштановых почвах плато господствуют крупнотравные сорняки: латуки (*Lactuca serriola*, *L. tatarica*) на залежах 1—2 года и бодяк (*Cirsium setosum*) на залежах 3—4 года, а на каштановых сильно карбонатных почвах — сурепка (*Barbarea stricta*). На засоленных почвах на этой стадии преобладают однолетние солянки (*Petrosimonia triandra*).

2. Полынные стадии представлены разными видами полыней на почвах различного химизма и механического состава. На легких супесчаных почвах преобладают обычно *Artemisia marschalliana* и *A. austriaca*. На сильнокарбонатных почвах доминирует *A. semiarida*, а на солонцеватых почвах и солонцах — *A. nitrosa*. В том случае, когда были распаханы земли с большим участием солонцов, на залежах кроме *A. nitrosa* встречается и *A. pauciflora*. В тех случаях, когда в составе целинных сообществ участвуют полукустарничковые полыни, они активно и очень быстро разрастаются на залежах и в этих условиях залежи очень недолго находятся в бурьянистой стадии. Наличие четко выраженной полынной стадии характерно для восстановительной смены в сухих континентальных степях Казахстана.

3. На старых залежах постепенно разрастаются злаки — на легких почвах (супеси, легкие суглинки) обычно господствуют тонконог, типчак, тырса; на карбонатных суглинках — ковылок и типчак. На суглинистых карбонатных почвах ковыли восстанавливают свою доминирующую роль очень медленно, на легких почвах этот процесс происходит быстрее. На почвах легкого механического состава наблюдается обычно большее разнообразие видов степных растений (в том числе и злаков), более мощное развитие особей растений и высокие показатели их жизненности.

На скорость восстановления также оказывает воздействие наличие очагов инспермации целинных видов (близость нераспаханных участков целины).

Сопоставление результатов изучения растительных сообществ целинных и залежных участков позволяет сделать следующие выводы:

— видовое разнообразие растительных сообществ и спектр жизненных форм значительно богаче и разнообразнее на целинных участках, чем на залежах; растительность залежей в бурьянистой стадии отличает низкий уровень видового разнообразия, простота структуры и значительная динамичность (быстрая смена доминантных видов); наибольшее разнообразие видового состава наблюдается в сообществах старовозрастных залежей полынной стадии зарастания; здесь отмечаются как типичные залежные (сорные), так и целинные степные виды;

— для структуры растительности залежных участков характерна дифференциация на микрогруппировки; установлено, что горизонтальная структура растительности залежей динамична и изменяется с возрастом залежей; она имеет гомогенный характер на ранних (бурьянистых) стадиях зарастания, становится мозаичной, когда в состав сорных сообществ начинают проникать степные элементы; затем, с ходом времени, она снова принимает более однородный характер, свойственный организованным сообществам;

— скорость внедрения и разрастания видов из целинной степи возрастает в благоприятные по погодным условиям годы.

Обследование залежей района выявило необходимость неоднозначного подхода к реабилитации залежей, направление которой зависит от стадии восстановления залежей, перспектив использования земельного фонда и опасности концентрации вредителей (Марынич и др., 2003; Марынич, 2005а, б). К основным группам залежей в пределах Наурзумского р-на возможно применить следующие подходы к их реабилитации с учетом экономической целесообразности:

— залежи на темно-каштановых карбонатных почвах плато не нуждаются в их скорейшей реабилитации, так как это явление временное, связанное с экономическими трудностями последних лет, постепенно они будут вовлечены в процесс сельскохозяйственного освоения;

— залежи на темно-каштановых супесчаных почвах перспективны для проведения работ по реабилитации и перевода их в пастбищные угодья;

— залежи на темно-каштановых песчаных почвах требуют скорейшей реабилитации и вывода из пахотного клина; следует либо полностью запретить освоение этих земель, либо ввести строгий контроль за использованием, так как после распашки песчаных почв имеет место проявление интенсивной эоловой и водной эрозии;

— залежи на засолённых почвах (комплексы солонцеватых почв и солонцов) заброшены достаточно давно и находятся в основном в полынной стадии восстановления, зарастают естественными видами полыней и однолетних солянок при малом участии сорняков; жизненность растений на залежах очень хорошая. В этом состоянии они представляют собой продуктивные пастбища, которые в срочной реабилитации не нуждаются; дальнейшее сельскохозяйственное освоение этих земель не целесообразно.

Восстановление залежей в подзоне каштановых почв требует дифференцированного подхода. Сельскохозяйственные земли на каштановых карбонатных почвах относятся к землям неустойчивого бесполивного земледелия, требующим специальных агротехнических мероприятий, направленных в первую очередь на накопление влаги в почве. В этих условиях следует очень осторожно и выборочно вновь вовлекать земли в сельскохозяйственный оборот. В связи с этим вызывает тревогу тенденция, проявившаяся в 2002—2004 гг., — выборочная, стихийная, неконтролируемая разовая распашка залежных земель низкого бонитета в подзоне каштановых почв в Тургайской ложбине.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас Казахской ССР. Природные условия и ресурсы. М., 1982. Т. 1. 81 с.

Гвоздецкий Н. А., Николаев В. А. Казахстан. М., 1971. 296 с.

Евстифеев Ю. Г. Почвы Кустанайской области // Почвы Казахской ССР. Алма-Ата, 1966. Вып. 6. 414 с.

Исаченко Т. И., Рачковская Е. И. Основные зональные типы степей Северного Казахстана // Тр. БИН им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1961. Вып. 13. С. 133—397.

Лавренко Е. М. Степи СССР // Растительность СССР. Т. 2. М.; Л., 1940. С. 1—265.

Лавренко Е. М. Степи // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 203—273.

Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. Л., 1991. 146 с.

Марынич О. В. Демутация растительности залежей на темно-каштановых супесчаных почвах в подзоне умеренно-сухих степей Казахстана // Сб. матер. Междунар. науч. конф. «Ботанические исследования в Казахском Алтае», посвящ. 70-летию Алтайского ботан. сада и 70-летию Ю. А. Котухова. Алматы, 2005а. С. 253—259.

Марынич О. В. Экологическая реабилитация залежных и нарушенных земель в степной зоне Казахстана. Алматы, 2005б. 15 с.

Марынич О. В., Рачковская Е. И., Садвокасов Р. Е., Темирбеков С. С. Мониторинговые наблюдения за восстановлением растительности залежей Наурзумского района Кустанайской области (подзона сухих степей) // Итоги и перспективы развития ботан. науки в Казахстане: Матер. Междунар. науч. конф., посвящ. 70-летию Ин-та ботаники и фитоинтродукции МОН РК. Алматы, 2002а. С. 246—247.

Марынич О. В., Рачковская Е. И., Садвокасов Р. Е., Темирбеков С. С. Перспективы восстановления залежей в Северном Казахстане // Степной бюллетень. Новосибирск, 2002б. № 12. С. 66—69.

Марынич О. В., Рачковская Е. И., Султанов Б. М. и др. Исследования растительности залежных земель Северного Казахстана как основа для экологической реставрации степей // Матер. III Междунар. симп.: Степи Северной Евразии. Эталонные степные ландшафты: проблемы охраны, экологической реставрации и использования. Оренбург, 2003. С. 320—322.

Николаев В. А. Ландшафты азиатских степей. М., 1999. 285 с.

Полевая геоботаника. М.; Л., 1972. Т. 4. 330 с.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1983. 290 с.

Рачковская Е. И. Карта растительности. М. 1 : 2 500 000 // Экологический атлас Кустанайской области. Алматы, 2004. С. 36—38.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

SUMMARY

The processes of restoration of soil and vegetation cover of temporarily unused agricultural lands were studied during three years of full field works (2000—2002) and then during observations (2004—2006). Also we have elaborated the suggestions on the ecological restoration of these lands. The studies of demutation processes of vegetation cover of fallows were fulfilled in some key plots with different mechanical and chemical composition of dark chestnut soils (heavy sandy loams, light sandy loams, loamy sands, sands, carbonate and solonetz soils) in the subzone of dry steppes. It was determined that weeds and sagebrush stages on various soils were represented by distinguished types of plant communities with different dominants and typical species. The sagebrush stage is well-developed in fallows of dry steppes of Kazakhstan situated in the continental part of Eurasia, but it is absent in European steppes.

The investigation of fallows of the region has revealed the necessity of unequal approach to fallow rehabilitation whose direction depends on the stage of their restoration and prospects of land using.

УДК 581.5 : 632.125 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 7

© Н. А. Закарян

ОБ ИЗМЕНЕНИЯХ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КОТАЙКА (РЕСПУБЛИКА АРМЕНИЯ) ЗА 60 ЛЕТ

N. A. ZAKARYAN. ON ALTERATION OF FLORA AND VEGETATION OF KOTAYK (REPUBLIC OF ARMENIA) IN 60 YEARS

Ереванский государственный университет
Армения, 0025 Ереван, ул. Алека Манукяна, 1
Тел.: (374-10) 55-23-52
Факс (374-10) 55-46-41
E-mail: anzakaryan@ysu.am

Поступила 29.06.2007
Окончательный вариант получен 15.03.2008

Приводятся сведения об изменении растительности Котайка (Республика Армения) за 60 лет. Отмечается смена эдификаторов и доминантов, а также снижение кормовой ценности и хозяйственной урожайности пастбищ.

Ключевые слова: растительность, кормовые угодья, паспортизация, деградация, Котайк, Армения, многолетние изменения.

Объектом исследования являлась растительность Котайка — естественно-исторического района Армении, расположенного в ее центральной части и играющего ключевую роль в сельском хозяйстве республики. Исследованная территория занимает площадь в 85 000 га, из которых более 61 % составляют сельскохозяйственные угодья. Изучение проводилось в течение 1997—2001 гг. маршрутным и стационарным методами.

Растительность естественных кормовых угодий Котайка представлена горными степями, сообществами степных кустарников, скал и осыпей. Характерной чертой является обильное развитие в травостое эфемеров и эфемероидов. Как и практически везде в Армении, ярко выражены комплексность и мозаичность. Незначительные изменения в условиях рельефа, экспозиции, составе почвы, степени увлажнения способствуют образованию обособленных друг от друга растительных микрогруппировок (Zakaryan, Shur-Baghdasaryan, 1999; Закарян, 2000, 2002а).

Изучение современных растительных формаций естественных кормовых угодий Котайка и сравнение полученных результатов с данными 1946 г. (Шур, 1952) показало следующее.

Типчаково-ковыльные степи, занимавшие в целом по району в 1946 г. около 114 га площади, были распространены спорадически на западном склоне горы Атис. Здесь в травостое преобладала *Stipa capillata*, вместе с которой встречались *Festuca valesiaca*, *Medicago sativa*, *Thymus* sp., единично участвовали *Artemisia austriaca*, *Peucedanum ruthenicum*, *Teucrium orientale*, *Elytrigia trichophora*, *Galium verum*, *Astragalus lagurus*. При обследовании этих склонов в настоящее время не обнаружены типчаково-ковыльные сообщества. В травостое разнотравно-злаковой степи единично встречается *Stipa tirsa*, а на каменистых участках — *S. caspia*.

Кроме массива горы Атис, типчаково-ковыльные сообщества с участием кустарников в период паспортизации района были описаны на северо-западном макросклоне Вохчабердского хребта и на землях села Капутан (около 135 га). На сегодняшний день в растительном покрове данных пунктов ковыли встречаются единично, а типчак является одним из эдификаторов растительных сообществ.

Бобово-злаково-разнотравные растительные ценозы в 1946 г. встречались на склонах Атиса и землях с. Капутан. Доминировала *Vicia tenuifolia*, которой на увлажненных участках сопутствовали *Dactylis glomerata*, *Festuca ovina*, *Hordeum bulbosum*, *Medicago sativa*, *Trifolium alpestre*. На более сухих склонах спутниками *Vicia tenuifolia* были *Elytrigia trichophora*, *Scutellaria orientalis*, *Thymus* sp. В настоящее время встречаемость *Vicia tenuifolia* единична, а описанная в 1946 г. бобово-злаково-разнотравная степь сменилась разнотравно-злаковой.

Злаково-разнотравные кормовые угодья с *Elytrigia trichophora* в 1946 г. занимали около 3000 га на землях сел Акунк, Арзни, Зар, Авдалар, Нурнус, Джрабер, Дзорахпюр, Гохт. Это были сообщества *E. trichophora* с: а) эфемерами (*Anisantha tectorum*, *Taeniatherum crinitum*); б) разнотравьем (*Thymus kotschyanus*, *Tanacetum argyrophyllum*); в) типчаком (*Festuca valesiaca*, *F. ovina*). Наиболее распространенными были сообщества с эфемерами, редкими — с типчаком. В настоящее время они встречаются редко и занимают небольшие местообитания, недоступные для животных. Так, на крутых склонах эрозионно-денудационного уступа (1700 м) горы Атис описаны сообщества пырейной формации (*Elytrigia trichophora*, *E. repens*). Высота травостоя равна 0.6—0.7 м, а некоторые экземпляры *E. trichophora* и *Cephalaria gigantea* достигают 1.5—2.0 м.

Отмечавшиеся в 1946 г. сообщества с *Secale anatolicum* в районе с. Джрвеж общей площадью 226 га нами не обнаружены. Возможно, часть этих угодий была выделена под дачный массив и растительность прилегающих участков урбанизирована. Сообщества с *S. anatolicum* описывались и на правом берегу р. Гохт в районе с. Гохт. Эти ценозы не имели большого распространения, а выступали в виде вкраплений в разнотравно-злаковой степи. Высота травостоя в них в 1946 г. достигала 1.2 м, а ржи сопутствовали такие виды, как *Coronilla varia*, *Elytrigia repens*, *Hordeum bulbosum, Poa bulbosa, Tanacetum argyrophyllum*. В настоящее время на крутых и каменистых склонах правого берега р. Гохт растительность крайне изрежена. Единично среди камней встречаются *Artemisia fragrans*, *Tanacetum argyrophyllum*, *Thymus rariflorus* и однолетние злаки. На естественно огороженном кустарниками (*Rosa spinosissima*, *Rhamnus cathartica*, *Spirea crenata*, *Viburnum lantana*) участке было описано пырейно-злаково-разнотравное сообщество, представленное *Elytrigia trichophora*, *E. repens*, *Hordeum bulbosum*, *Poa bulbosa*, *Cichorium intybus*, *Papaver fugax*, *P. macrostomum*, *Salvia aethiopis*, *S. verticillata*, при этом экземпляры *Hordeum bulbosum* и *Salvia verticillata* достигали 2.0 м. Рядом с этим участком в растительном покрове доминировало разнотравье с *Xerantemum squarrosum* и *Helianthemum ledifolium*, а также шаровидные кусты *Euphorbia orientalis*, достигающие 1.5 м выс.

В районе сел Авдалар и Джрвеж при паспортизации 1946 г. было описано 363 га разнотравно-злаковых степей с *Aegilops triuncialis*. Однако при обследовании данных территорий в настоящее время сообществ с доминированием *A. triuncialis* нами не обнаружено.

Сравнительный анализ растительности Котайка с данными паспортизации и инвентаризации естественных кормовых угодий 1946 г. показал, что в течение полувека произошла смена доминантов (см. таблицу). Так, если в 1946 г. в роли эдификаторов и доминантов выступали *Stipa capillata* и *Festuca valesiaca*, то в настоящее время эти позиции занимают *Festuca valesiaca*, *Taeniatherum crinitum* и *Artemisia fragrans*. В результате нерационального использования злаково-разнотравные и злаково-бобовые сообщества сменились разнотравно-эфемеровыми из сорных и непоедаемых животными видов растений, что привело к снижению кормовой ценности травостоя и хозяйственной урожайности угодий. Например, Виды, доминирующие в растительных сообществах Котайка в разные годы

Виды	1946 г.	1997—2001 гг.
Achillea millefolium L.	—	Доминант
Aegilops triuncialis L.	Доминант	—
Anisantha tectorum L.	Кодоминант	Кодоминант
Artemisia austriaca Jacq.	—	Доминант
Artemisia fragrans Willd.	Кодоминант	»
Astragalus aureus Willd.	»	»
Bromus squarrosus L.	»	—
Centaurea virgata subsp. *squarrosa* (Willd.) Gugler	»	»
Cerasus incana (Pall.) Spach	—	»
Coronilla varia L.	»	—
Dactylis glomerata L.	»	Кодоминант
Elytrigia repens (L.) Nevski	Доминант	»
Elytrigia trichophora (Link) Nevski	»	—
Euphorbia seguierana Neck.	—	Доминант
Festuca ovina L.	»	—
Festuca valesiaca Gaud.	»	»
Helianthemum ledifolium (L.) Mill.	—	Кодоминант
Hordeum bulbosum L.	Кодоминант	»
Koeleria cristata (L.) Pers.	»	»
Medicago sativa L.	»	—
Poa bulbosa L.	»	»
Secale anatolicum Boiss.	Доминант	—
Spiraea crenata L.	—	Доминант
Stipa capillata L.	»	—
Taeniatherum crinitum (Schreb.) Nevski	Кодоминант	»
Tanacetum argyrophyllum (C. Koch) Tzvel.	»	»
Thymus kotschyanus Boiss. et Hohen.	»	»
Trifoliium alpestre L.	»	—
Trisetum flavescens (L.) Beauv.	Доминант	—
Verbascum pyramidatum Bieb.	—	»
Vicia tenuifolia Roth.	»	—
Xerantemum aquarrosum Boiss.	Кодоминант	»

если в 1946 г. урожайность пастбищных угодий горы Атис составляла в среднем 13 ц/га (Шур, 1952), то в настоящее время она не превышает 5—8 ц/га (Закарян, 2002б).

Таким образом, на фоне аридного климата в республике ранние сроки пастьбы и перевыпас становятся причиной интенсификации процессов деградации растительности, приводят к формированию растительных группировок из полукустарничков *Artemisia fragrans* и *A. austriaca*, что снижает хозяйственную урожайность кормовых угодий в 2—3 раза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Закарян Н. А. Влияние длительной рекреации и интенсивного выпаса на растительный покров кормовых угодий Котайкского района Армении // Сб. статей молодых ученых. Естественные науки. Ереван, 2000. Вып. 2. С. 96—99.

Закарян Н. А. Хозяйственное значение и охрана естественных кормовых угодий Котайка // Экологический журнал Армении. 2002а. № 2. С. 54—57.

Закарян Н. А. Изменение степных фитоценозов горы Атис за последние 50 лет // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. 2002б. Вып. 14. С. 94—95.

Шур Э. Ф. Естественные кормовые угодья Котайкского района и мероприятия по их рациональному использованию и улучшению. Отчет о результатах паспортизации естественных кормовых угодий Котайкского района по материалам обследования 1946 года. Ереван, 1952. 196 с.

Zakaryan N. A., Shur-Baghdasaryan E. F. The present state of pastures in the steppe zone of the Kotayk region of Armenia // Abstr. XVI Intern. Botanical Congress, St. Louis, USA, August 1—7. 1999. Number: 5687.

SUMMARY

The results are given of a comparative study of modern state of vegetation in Kotayk (Republic of Armenia), with relevant data of registration and inventory of natural fodder lands conducted in 1946. As a result of irrational usage and extreme burden of pasture lands, grass and legume associations were replaced by diverse and ephemeral herbage, in which weeds and other inedible plants have become prominent. Considering the total aridity of the Republic climate, early dates of pasturage and excess grazing have resulted in degradation of steppe vegetation.

УДК 582.893.6 (571.6) : 581.821 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 7

© С. А. Волкова, П. Г. Горовой

ЭПИДЕРМА ЛИСТА ВИДОВ РОДОВ *CNIDIUM* И *TILINGIA* (*APIACEAE*)

S. A. VOLKOVA, P. G. GOROVOY. THE LEAF EPIDERMIS IN SPECIES OF *CNIDIUM* AND *TILINGIA* GENERA (*APIACEAE*)

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232) 314-050
E-mail: volkova_lana@mail.ru
Поступила 07.08.2007

Исследована эпидерма листа видов *Cnidium monnieri*, *C. dahuricum*, *C. cnidiifolium*, *C. olaense*, *C. tachiroei* и *Tilingia ajanensis*. Листья *C. tachiroei* и *T. ajanensis* гипостоматные, у остальных видов — амфистоматные. У изученных видов типы устьиц аномоцитные, гемипарацитные, полоцитные и гемидиацитные. Преобладающим типом устьичного аппарата является аномоцитный. Виды различаются по типам устьиц, форме и очертаниям антиклинальных стенок клеток эпидермы.

Ключевые слова: *Apiaceae*, *Cnidium*, *Tilingia*, лист, эпидерма, тип устьиц, эпидермальные клетки.

В систематике сем. *Apiaceae* Lindl. особую сложность представляет проблема рода. Наряду с родами, хорошо очерченными и не вызывающими сомнения в своей естественности (например, род *Bupleurum*), среди зонтичных встречаются обширные комплексы форм, в которых родовые границы не просматриваются отчетливо. Триба *Ligusticeae* Calest. (*Apiaceae*) в таксономическом отношении является одной из наиболее сложных групп в сем. *Apiaceae* и нуждается в глубокой современной ревизии, основанной на исследовании широкой совокупности признаков.

Изучение эпидермы листа имеет большое значение для систематики, эволюции и филогении растений (Штромберг, 1956; Stace, 1965; Baranova, 1972; Мирославов, 1974; Анели, 1975; Сальникова, 1982; Баранова, 1985, 1992; Котаева и др., 1985; Баранова, Джеффри, 2000; Даровских, Горовой, 2001; Зарембо и др., 2004). Стоматографический анализ находит широкое применение для диагностики растений и растительных продуктов в фармацевтической практике, криминалистике. По мнению М. А. Барановой (1990), обсуждать таксономическую ценность признаков эпидермы вообще не имеет смысла: она различна у разных таксонов так же, как и таксономическая ценность традиционных внешних морфологических признаков.

Диагностическое и таксономическое значение стоматографических признаков у зонтичных отмечали многие авторы (Guyot, 1978; Arora et al., 1982; Остроумова, 1985). Для систематики и диагностики *Apiaceae* определенное значение имеет преобладающий тип (или типы) устьиц (Остроумова, 1987). Нашей задачей было выявить наиболее важные для систематики признаки эпидермы листа у видов трибы *Ligusticeae* (сем. *Apiaceae*), произрастающих на Дальнем Востоке России. Исследованные виды в первоописаниях все принадлежат роду *Cnidium* Cuss. ex Juss., но позже некоторые из них были включены в другие роды: *Tilingia* Regel (*T. ajanensis* Regel et Til.) (Gorovoi, 1978); *Magadania* M. Pimen. et Lavrova (*M. olaense* (Gorovoi et N. S. Pavlova) M. Pimen. et Lavrova); *Rupiphilla* M. Pimen. et Lavrova (*R. tachiroei* (Franch. et Savat.) M. Pimen. et Lavrova) (Пименов, 1987).

Материал и методика

Для изучения строения эпидермы листа использовали гербарные экземпляры и свежие образцы листьев, собранные в местах их естественного произрастания.

Ниже приведены места сбора образцов:

Cnidium monnieri (L.) Cuss. ex Juss. Приморский край, Октябрьский р-н, окр. с. Чернятино, 1970, Д. Басаргин; Хабаровский край, пос. Мухен, по старой Сийской трассе (обочина), 1978, Д. Басаргин; Приморский край, Шкотовский р-н, окр. пос. Шкотово, на луговом участке около устья р. Шкотовка (Цимухе), 2001, П. Горовой; Приморский край, Спасский р-н, окр. с. Гайворон, на обочинах рисовых чеков, 2001, П. Горовой.

C. dahuricum (Jacq.) Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey. Приморский край, Спасский р-н, с. Прохоры, на ж.-д. насыпи, 1966, В. Сахно, Э. Бойко; Приморский край, окр. пос. Шкотово, около устья р. Шкотовка (Цимухе), на сухих участках, 1967, П. Горовой.

C. cnidiifolium (Turcz.) Schischk. Магаданская обл., Иультинский р-н, трасса Эгвекинот—Иультин, 159-й км, около скал, в 3 км северо-восточнее поселка, 1967, П. Горовой; Магаданская обл., Ягодинский р-н, долина р. Таскана, близ урочища «Волчок», ивняковые заросли старой поймы в долине, 1971, А. Реутт.

C. olaense Gorovoi et N. S. Pavlova. Магаданская обл., Хасынский р-н, пос. Яблоневый (150-й км), гора в 3—4 км юго-восточнее поселка, по правому берегу р. Ола, 1972, П. Горовой; Магаданская обл., Хасынский р-н, пос. Яблоневый (150-й км), горная тундра у подножия кварцевой горы, у ручья, 1978, П. Горовой.

C. tachiroei (Franch. et Savat.) Makino. Приморский край, г. Дальнегорск (пос. Тетюхе), Верхний Рудник, от вершины над рудником по осыпи у скал, на скалах, 1970, Д. Басаргин, Э. Бойко; Приморский край, г. Дальнегорск (пос. Тетюхе), Верхний Рудник, известковая скала, на северном склоне, 1971, П. Горовой, Д. Басаргин.

Tilingia ajanensis Regel et Til. Хабаровский край, пос. Аян, в ельнике южнее аэродрома, 1965, П. Горовой, В. Сахно (locus classicus); Сахалинская обл., г. Южно-Сахалинск, пик Чехова, на вершине, 1965, Н. Павлова; Магаданская обл., окр. г. Магадан, Марчеканская сопка, на северо-западном склоне, около ручья, 1966, П. Горовой, Н. Белый; Магаданская обл., окр. г. Магадан, в 12 км от города у пос. Дукча, 1966, П. Горовой, Н. Белый; Магаданская обл., пос. Ола, в долине нижнего течения р. Ола, на окраине лиственничного леса у поселка, 1966, П. Горовой, Н. Белый.

Сравнительно-стоматографический анализ устьичного аппарата и эпидермальных клеток проводили мацерационным методом с использованием смеси Шульце (концентрированная HNO_3 с добавлением кристаллов $KClO_3$). Изучение препаратов проводили на микроскопе Amplival. Для изучения использовали вполне развитые листовые пластинки прикорневых или нижних стеблевых листьев (Остроумова, 1987). Просматривали верхнюю и нижнюю эпидерму, определяли тип устьичного аппарата, число эпидермальных клеток и устьиц в поле зрения микроскопа с пересчетом на 1 мм^2, измеряли длину и ширину устьиц и клеток. Рисунки эпидермы выполнены с помощью рисовального аппарата РА-7. Определение количества устьиц и клеток на 1 мм^2 площади, длины и ширины эпидермальных клеток

Коэффициенты вариаций (C_V, %) изученных признаков эпидермы листа видов трибы *Ligusticeae*

Признаки	*Cnidium monnieri*		*C. dahuricum*		*C. cnidiifolium*	
Поверхность листа	верхняя	нижняя	верхняя	нижняя	верхняя	нижняя
Число устьиц, на 1 мм^2	42.16	10.92	89.76	71.03	27.61	14.95
Число клеток, на 1 мм^2	17.92	9.42	15.05	12.07	13.01	13.87
Длина устьиц, мкм	6.84	14.31	9.11	9.80	8.09	8.28
Ширина устьиц, мкм	13.33	10.14	8.65	8.14	9.41	8.67
Длина клеток, мкм	16.45	33.69	15.77	24.86	18.21	23.05
Ширина клеток, мкм	21.30	32.60	23.27	29.86	17.41	15.96

Продолжение таблицы

Признаки	*C. olaense*		*C. tachiroei*		*Tilingia ajanensis*	
Поверхность листа	верхняя	нижняя	верхняя	нижняя	верхняя	нижняя
Число устьиц, на 1 мм^2	30.66	23.41	—	21.83	—	27.67
Число клеток, на 1 мм^2	72.44	18.49	16.39	12.34	22.89	18.80
Длина устьиц, мкм	6.51	6.85	—	9.00	—	8.44
Ширина устьиц, мкм	8.28	6.33	—	8.78	—	9.11
Длина клеток, мкм	16.83	23.77	18.17	25.93	20.47	22.71
Ширина клеток, мкм	20.02	63.79	29.55	21.81	19.32	27.91

и устьиц проведены в 30-кратной повторности. Для каждого изучаемого признака определяли среднее значение, его ошибку, коэффициент вариации (C_V). Варьирование считается слабым, если коэффициент вариации не превосходит 10 %, средним, когда C_V составляет 11—25 %, и значительным при $C_V > 25$ % (Лакин, 1990). Коэффициенты вариаций для изученных признаков приведены в таблице. При характеристике типов устьиц (типов устьичных аппаратов, устьичных комплексов или стоматотипов) пользовались классификациями, предложенными М. А. Барановой (1985, 1990) и Т. А. Остроумовой (1985, 1987). Форма и очертания эпидермальных клеток описаны по методике С. Ф. Захаревича (1954).

Устьичный индекс ($У_и$) определяли по формуле (Kästner, 1972)

$$\text{для верхней эпидермы } У_и = \frac{\text{увэ}}{\text{квэ} + \text{увэ}},$$

$$\text{для нижней эпидермы } У_и = \frac{\text{унэ}}{\text{кнэ} + \text{унэ}},$$

где квэ — число основных клеток верхней эпидермы на 1 мм^2, увэ — число устьиц верхней эпидермы на 1 мм^2, кнэ — число основных клеток нижней эпидермы на 1 мм^2, унэ — число устьиц нижней эпидермы на 1 мм^2.

Результаты и обсуждение

Род *Cnidium* Cuss. ex Juss. является сложной группой в сем. *Apiaceae* Lindl. К роду *Cnidium* относится более 20 видов, распространенных в Европе и Азии. Во «Флоре СССР» (Шишкин, 1950) приводится 10 видов. В. Н. Ворошилов (1966) для Дальнего Востока указывал 3 вида — *C. ajanense* (Regel et Til.), *C. dahuricum* (Jacq.) Turcz. ex Fisch. et Mey., *C. monnieri* (L.) Cuss., несколько позже он (Ворошилов, 1982) приводит 6 видов: *C. filisectum* Nakai et Kitag., *C. olaense* Gorovoi et N. S. Pavlova, *C. cnidiifolium* (Turcz.) Schischk., *C. dahuricum* (Jacq.) Turcz., *C. monnieri* (L.) Cuss., *C. ajanense* (Regel et Til.) Drude. В монографии П. Г. Горового «Зонтичные Приморья и Приамурья» (1966) указано 3 вида: *C. ajanense* (Regel et Til.) Drude, *C. monnieri* (L.) Cuss., *C. dahuricum* (Jacq.) Turcz.

Нами проведен анализ эпидермы листа видов рода *Cnidium* s. l.: *Cnidium monnieri* (L.) Cuss. ex Juss., *C. dahuricum* (Jacq.) Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey., *C. cnidiifolium* (Turcz.) Schischk., *C. olaense* Gorovoi et N. S. Pavlova, *C. tachiroei* (Franch. et Savat.) Makino и *Tilingia ajanensis* Regel et Til.

Ниже приведены описания эпидермы листа изученных видов.

Cnidium monnieri (рис. 1, *1*, *А*, *Б*). Лист амфистоматный. Устьичный аппарат на обеих сторонах листа аномоцитного, гемипарацитного, гемидиацитного типов, встречаются полоцитные устьица. Эпидермальные клетки верхней эпидермы с извилистыми стенками (62.29 ± 1.87 × 36.52 ± 1.42 мкм), среднее число клеток на 1 мм^2 площади составляет 571.72 ± 18.70. Очертания антиклинальных стенок клеток нижней стороны листа (54.83 ± 3.37 × 30.51 ± 1.82 мкм) извилистые, крупно-извилистые, извилисто-волнистые, на 1 мм^2 638.45 ± 10.98 клеток. Проекция площади клеток обеих сторон листа распластанная и вытянутая. Нижняя эпидерма отличается от верхней большей извилистостью клеточных стенок. Устьица (24.85 ± 0.31 × 18.08 ± 0.44 мкм) на верхней эпидерме овальные, расположены хаотично. Среднее число устьиц на 1 мм^2 насчитывается 69.67 ± 5.37. Устьица (25.65 ± 0.67 × 18.35 ± 0.34 мкм) на нижней эпидерме овальные, удлиненно-оваль-

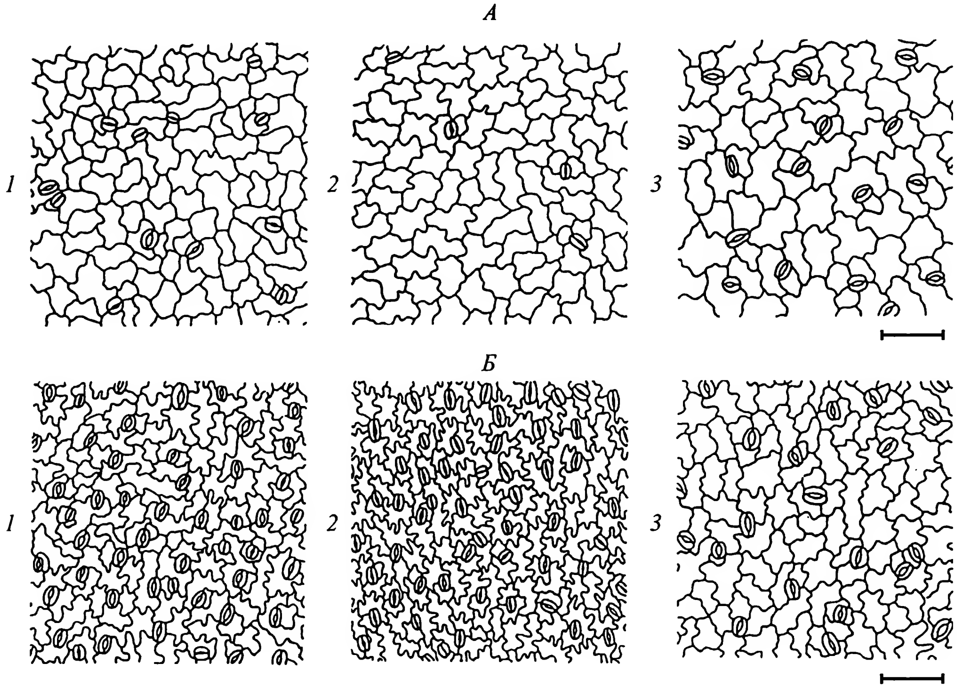


Рис. 1. Эпидерма листа видов *Cnidium monnieri* (*1*), *C. dahuricum* (*2*), *C. cnidiifolium* (*3*). *А* — верхняя эпидерма, *Б* — нижняя эпидерма. Масштабная линейка — 0.1 мм.

ные, устьичные щели ориентированы в одном направлении. На 1 мм^2 насчитывается 269.44 ± 5.37 устьиц. На обеих сторонах листа отмечены смежные устьица. Устьичный индекс ($У_и$) верхней поверхности листа 10.86, нижней — 29.68 %.

Cnidium dahuricum (рис. 1, *2*, *А*, *Б*). Лист амфистоматный. Проекция клеток верхней и нижней эпидермы распластанная и вытянутая. Стенки клеток на адаксиальной стороне извилистые (58.98 ± 1.70 × 37.60 ± 1.60 мкм), на 1 мм^2 536.78 ± 14.77 клеток. Устьица (30.08 ± 0.50 × 21.38 ± 0.34 мкм) овальные, удлиненно-овальные, аномоцитного и гемипарацитного типов, на 1 мм^2 25.89 ± 4.25 устьиц. На абаксиальной стороне антиклинальные стенки эпидермальных клеток крупноизвилистые (47.31 ± 2.15 × 26.56 ± 1.45 мкм), число клеток на 1 мм^2 811 ± 17.90. Устьица (30.09 ± 0.54 ± 20.89 ± 0.31 мкм) овальные, удлиненно-овальные, аномоцитные, гемипарацитные, гемидиацитные, полоцитные. Устьичные щели ориентированы в основном в одном направлении. Число устьиц на 1 мм^2 309.44 ± 40.18. Часто встречаются смежные устьица. Устьичный индекс верхней поверхности листа ($У_и$) 4.60 %, нижней — 27.62 %. Верхняя эпидерма имеет более крупные клетки и менее извилистые клеточные оболочки, чем нижняя.

Cnidium cnidiifolium (рис. 1, *3*, *А*, *Б*). Лист амфистоматный. Проекция площади клеток верхней и нижней эпидермы листа распластанная, встречаются вытянутые клетки. Основной тип устьичного аппарата на обеих сторонах листа аномоцитный, имеются гемипарацитные, полоцитные устьица, иногда встречаются гемидиацитные. На нижней стороне листа очертания эпидермальных клеток (76.05 ± 3.30 × 42.61 ± 2.67 мкм) извилистые, извилисто-волнистые, на 1 мм^2 310.70 ± 8.04 клеток. Устьица (37.68 ± 0.57 × 27.09 ± 0.43 мкм) округлые, овальные, расположены беспорядочно, обнаружены смежные устьица. Число устьиц на 1 мм^2 нижней эпидермы листа 118.51 ± 3.24. Стенки эпидермальных клеток на верхней поверхности листа извилистые (73.40 ± 4.03 × 43.0 ± 2.47 мкм), на 1 мм^2 69.44 ± 6.41 клеток. Устьица (34.50 ± 0.51 × 26.77 ± 0.46 мкм) округлые и овальные, расположены хаотично. На 1 мм^2 насчитывается 67.36 ± 3.40 устьиц. Устьичный индекс верхней эпидермы составляет 20.0, нижней — 27.61 %.

Cnidium olaense (рис. 2, *1*, *А*, *Б*). Лист амфистоматный. Эпидермальные клетки (65.60 ± 2.85 × 33.28 ± 1.97 мкм) нижней стороны листа распластанной и вытянутой формы с редко-извилистыми очертаниями антиклинальных стенок. Устьица (37.50 ± 0.47 × 29.39 ± 0.34 мкм) аномоцитные и гемипарацитные, среднее число устьиц на 1 мм^2 161.24 ± 6.90. Клетки (68.91 ± 2.12 × 39.36 ± 1.44 мкм) верхней эпидермы распластанные и вытянутые с редко-извилистыми, прямолинейно-округлыми стенками. Число клеток на 1 мм^2 составляет 376.8 ± 21.36 на верхней поверхности листа, на нижней — 396.37 ± 21.36. Устьица (37.01 ± 0.44 × 29.12 ± 0.44 мкм) аномоцитного и гемипарацитного типов, на 1 мм^2 обнаружено 46.94 ± 2.63 устьиц. Количество устьиц на нижней стороне листа значительно больше, чем на верхней. На обеих сторонах листа устьица овальные, округлые, располагаются хаотично. Встречаются смежные устьица. Устьичный индекс 11.08 % на адаксиальной стороне листа, на абаксиальной — 28.92 %.

Cnidium tachiroei (рис. 2, *2*, *А*, *Б*). Лист амфистоматный. На верхней поверхности листа клетки распластанной, реже вытянутой формы с редко-извилистыми стенками (64.43 ± 2.14 × 31.68 ± 1.70 мкм). Очертания клеток на нижней эпидерме извилистые и волнистые (38.88 ± 1.84 × 20.59 ± 0.82 мкм). Проекция клеток вытянутая, распластанная. На 1 мм^2 верхней эпидермы 411.95 ± 12.34 клеток, нижней — 945.57 ± 21.54. Устьица (29.23 ± 0.48 × 18.67 ± 0.30 мкм) овальные и округлые, аномоцитного и гемипарацитного типов, устьичные щели большинства устьиц ориентированы в одном направлении. Отмечены смежные устьица. Чис-

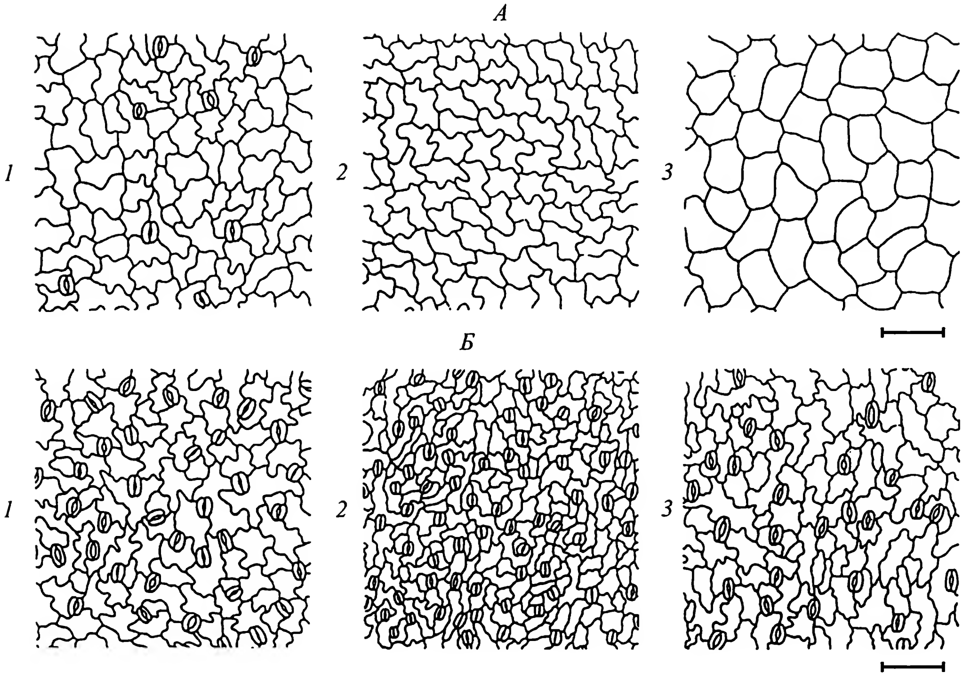


Рис. 2. Эпидерма листа видов *Cnidium olaense* (*1*), *C. tachiroei* (*2*), *Tilingia ajanensis* (*3*).
А — верхняя эпидерма, *Б* — нижняя эпидерма. Масштабная линейка — 0.1 мм.

ло устьиц на 1 мм^2 285.64 ± 11.40. Устьичный индекс — 23.20 %. Клетки верхней эпидермы крупнее клеток нижней приблизительно в 2 раза.

Tilingia ajanensis (рис. 2, *3*, *А*, *Б*). Лист гипостоматный. Эпидермальные клетки на верхней стороне листа многоугольной формы с прямолинейно-округлыми и слегка извилистыми антиклинальными стенками (81.39 ± 3.04 × 49.33 ± 1.74 мкм), на 1 мм^2 находится 244.81 ± 10.23 клеток. Проекция нижней эпидермы листа вытянутая, распластанная. Очертания антиклинальных клеток извилистые и волнистые (66.83 ± 2.77 × 36.11 ± 1.84 мкм), число клеток на 1 мм^2 437.21 ± 15.0. Устьица (33.76 ± 0.52 × 22.83 ± 0.38 мкм) овальные, удлиненно-овальные, аномоцитные, редко встречаются гемидиацитные, устьичные щели ориентированы в одном направлении. На 1 мм^2 162.09 ± 7.0 устьица. Имеются смежные устьица. Устьичный индекс составляет 27.05 %. Клетки верхней эпидермы крупнее нижней приблизительно в 2 раза.

Виды *C. monnieri*, *C. dahuricum*, *C. cnidiifolium*, *C. olaense* имеют амфистоматный тип листа, для *C. tachiroei* и *T. ajanensis* характерны гипостоматные листья. У видов с амфистоматными листьями верхняя эпидерма листа отличается от нижней числом устьиц, формой клеток и очертаниями антиклинальных стенок.

Изученные нами виды на листьях имеют несколько типов устьиц: 1) аномоцитные устьица окружены ограниченным числом клеток, не отличающихся размерами или формой от остальных клеток эпидермы; 2) у гемипарацитного типа устьице с одной мелкой побочной клеткой, которая располагается параллельно замыкающей клетке; 3) замыкающие клетки полоцитного типа окружены одной побочной клеткой не полностью: к одному из устьичных полюсов примыкают одна или две эпидермальные клетки; 4) гемидиацитный тип — побочная клетка находится в полярном положении. Преобладающим типом устьичного аппарата у исследованных видов является аномоцитный. У *C. monnieri* и *C. cnidiifolium* на обеих сторонах листа обнаружены все указанные типы устьичного комплекса. Два типа устьиц отмечены на верхней эпидерме у *C. dahuricum*, на нижней встречаются 4 типа. По форме антиклинальных стенок клеток верхняя эпидерма у *C. monnieri*, *C. dahuricum*, *C. cnidiifolium* различается незначительно, но на нижней стороне листа по этим показателям различие проявляется отчетливо. Коэффициент вариации распределения количества устьиц на верхней эпидерме у изученных видов высокий, что свидетельствует о неустойчивости данного признака. На нижней поверхности листа наибольшая вариабельность числа устьиц на 1 мм^2 отмечена у *C. dahuricum*. Высокая вариабельность характеризуется числом клеток верхней эпидермы у *C. olaense*, для остальных видов этот показатель средний. Значительно варьируют на нижней эпидерме листа значения длины клеток у *C. monnieri* и *C. tachiroei*, ширины клеток — у *C. monnieri*, *C. dahuricum*, *C. olaense*, *T. ajanensis*. Вариабельность остальных признаков эпидермы (число устьиц и клеток на 1 мм^2, длина, ширина клеток и устьиц) в основном не превышает средний уровень. Варьирование морфометрических параметров является довольно устойчивым, если коэффициент вариации (C_V) признаков не превышает средний. Виды с амфистоматным типом листа различаются по устьичному индексу ($У_и$) верхней эпидермы. Для *C. monnieri* на нижней поверхности листа отмечено наибольшее значение $У_и$ среди исследованных видов, у *C. olaense* этот показатель несколько ниже, *C. tachiroei* имеет наименьший $У_и$. Остальные виды по устьичному индексу отличаются незначительно.

Заключение

Основными диагностическими признаками у изученных видов являются: тип листа (амфистоматный или гипостоматный), типы устьичных аппаратов, число устьиц и клеток на единицу площади, форма, размеры, характер очертаний эпидермальных клеток.

Виды *C. monnieri*, *C. dahuricum*, *C. cnidiifolium* можно отнести к одному естественному роду (*Cnidium* s. str.), это же отмечала Т. В. Лаврова с соавт. (1987) при использовании кластер-анализа. Исследования эпидермы листа *C. olaense* и *C. cnidiifolium* показали, что для этих видов на обеих сторонах отмечены одинаковые типы устьичных аппаратов (аномоцитные и гемипарацитные), но у *C. cnidiifolium* на нижней поверхности встречаются еще два типа устьиц. Различаются виды по количеству устьиц и их размерам, форме эпидермальных клеток и очертаниям антиклинальных стенок. По устьичным индексам различия незначительны. У видов *C. tachiroei* и *T. ajanensis* отсутствуют устьица на верхней стороне листа (гипостоматный тип листа), а между собой эти виды различаются числом устьиц, размерами, формой, очертаниями эпидермальных клеток верхней и нижней сторон листа, а также показателями устьичных индексов.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Интеграционного проекта СО РАН и ДВО РАН № 06-II-СО-05-021, Интеграционного проекта ДВО РАН и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-96020) и проекта НШ-8969.2006.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анели Н. А. Атлас эпидермы листа. Тбилиси, 1975. 109 с.

Баранова М. А. Классификация морфологических типов устьиц // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1585—1595.

Баранова М. А. Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений. Л., 1990. 67 с.

Баранова М. А. Эпидермальные структуры и систематическое положение *Austrobaileyaceae* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 1—17.

Баранова М. А., Джеффри Ч. Стоматографические признаки и систематика семейства *Magnoliaceae* // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 6. С. 35—49.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 477 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Горовой П. Г. Зонтичные Приморья и Приамурья. М., 1966. 293 с.

Даровских Е. В., Горовой П. Г. Эпидермальный анализ дальневосточных видов *Bupleurum* (*Umbelliferae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 6. С. 64—71.

Зарембо Е. В., Бойко Э. В., Горовой П. Г. Карпология и стоматография дальневосточных видов рода *Serratula* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 1. С. 82—99.

Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. Ленингр. ун-та. 1954. Вып. 2. № 4. С. 65—75.

Котаева Д. В., Кезели Т. А., Чхубианишвили Е. И. Атлас эпидермы листа двудомных растений. Тбилиси, 1985. 138 с.

Лаврова Т. В., Пименов М. Г., Девяткова Г. Н. Использование кластер-анализа для выяснения таксономических отношений видов подтрибы *Foeniculinae* (*Umbelliferae*) флоры СССР // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 1. С. 25—38.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с.

Мирославов Е. Ф. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 120 с.

Остроумова О. А. Структура эпидермы листа некоторых видов рода *Elaeosticta* (*Umbelliferae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1625—1628.

Остроумова О. А. Типы устьиц листьев у представителей семейства *Apiaceae* // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1479—1488.

Пименов М. Г. Сельдереевые, или Зонтичные — *Apiaceae* Lindl. (*Umbelliferae* Moris.) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 203—277.

Сальникова Л. И. Морфология и анатомия листа *Sorbus aucuparia*, *Sorbus gorodkovii* и *Sorbus sibirica* (*Rosaceae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1264—1271.

Шишкин Б. К. Род Жгун-корень — *Cnidium* Cuss. // Флора СССР. М.; Л., 1950. Т. 16. С. 549—560.

Штромберг А. Я. К вопросу о классификации устьичных типов в листьях двудольных растений // Тр. Тбилис. н.-и. хим.-фарм. ин-та. 1956. Т. 8. С. 35—42.

Arora K., Grace J., Stewart G. Epidermal features of *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev., *H. sphondylium* L. and their hybrid // Bot. J. Lin. Soc. 1982. Vol. 85. P. 169—177.

Baranova M. A. Systematic anatomy of the leaf epidermis in the *Magnoliaceae* and some related families // Taxon. 1972. Vol. 21. N 4. P. 447—469.

Gorovoi P. G. The Genus *Tilingia* Regel // Ombelliféres. Contrib. pluridsc. a la Systemat.: Actes du 2e Symp. Int. (Perpignan, 1977). Paru, 1978. P. 653—661.

Guyot M. Intérêt des études de phytodermologie dans la famille des Ombelliféres // Ombelliféres. Contrib. pluridsc. a la Systemat.: Actes du 2e Symp. Int. (Perpignan, 1977). Paru, 1978. P. 133—148.

Kästner A. Blattepidermis-Strukturen bei *Carlina* // Flora. 1972. Bd 161. H. 3. S. 225—255.

Stace C. A. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). 1965. Vol. 4. N 1. P. 3—78.

SUMMARY

The leaf epidermis has been studied in the species *Cnidium monnieri*, *C. dahuricum*, *C. cnidiifolium*, *C. olaense*, *C. tachiroei* and *Tilingia ajanensis*. The leaves of *C. tachiroei* and *T. ajanensis* are hypostomatous, in the rest of the species they are amphistomatous. The stomata types in the studied species are anomocytic, hemiparacytic, polocytic and hemidiacytic. The prevailing stomatal apparatus type is anomocytic. The species differ in their stomata types and in the shape and the outline of the anticlinal walls of epidermis cells.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.272.46

© Л. П. Перестенко, Т. А. Заходнова

РОД *DESMARESTIA* (*PHAEOPHYTA*, *DESMARESTIACEAE*) В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ РОССИИ

L. P. PERESTENKO, T. A. ZAKHODNOVA. THE GENUS *DESMARESTIA* (*PHAEOPHYTA*, *DESMARESTIACEAE*) IN THE FAR EASTERN SEAS OF RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 14.11.2007

Изучены 6 видов из рода *Desmarestia*: *D. aculeata*, *D. intermedia*, *D. latifrons*, *D. ligulata*, *D. kurilensis*, *D. viridis*, обитающие в дальневосточных морях России. Результаты исследования отражены в оригинальных иллюстрированных описаниях видов, дополненных данными по их экологии и распространению. Обосновывается видовой статус *D. intermedia* на основании его сравнения с близкородственным видом *D. aculeata*.

Ключевые слова: *Phaeophyta*, *Desmarestia aculeata*, *D. intermedia*, *D. latifrons*, *D. ligulata*, *D. kurilensis*, *D. viridis*, дальневосточные моря.

В дальневосточных и северных морях России заметное место в экосистемах шельфа занимают виды *Desmarestia* Lamour. Однако систематика этого широкораспространенного в бореальной зоне рода специально в отечественной литературе не разрабатывалась, что дало авторам повод для изучения представителей рода в дальневосточных морях, позволивший дополнить описания видов, оценить таксономическую значимость морфологических признаков, уточнить видовой состав рода и распространение видов в морях России. Материалом для исследования стали гербарий, собранный в течение XIX и XX вв. в северных и дальневосточных морях и хранящийся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, собственные сборы, а также фиксированные в формалине пробы.

В дальневосточных морях России известны 6 видов: *D. aculeata* (L.) Lamour., *D. intermedia* Post. et Rupr., *D. latifrons* (Rupr.) Kütz., *D. ligulata* (Lightf.) Lamour., *D. kurilensis* Yamada и *D. viridis* (Müll.) Lamour. Из них наиболее трудноразличимы *D. aculeata* и *D. intermedia*. Со времени описания (Postels, Ruprecht, 1840) вид *D. intermedia* признавался самостоятельным видом или считался синонимом *D. aculeata*. В последние десятилетия он чаще всего упоминается как синоним. Одной из задач нашего исследования было определение таксономического статуса *D. intermedia*. Для этого предстояло выявить морфогенетическую тенденцию видовой дифференциации в пределах рода *Desmarestia*.

Исследования по анатомии, морфологии, географии и экологии водорослей убеждают нас, что в основе формообразовательных процессов у водорослей лежит ингибиция роста, которая проявляется в 1) ингибиции развития морфологических структур и 2) неотении. Заметнее всего роль ингибиции роста проявляется у морфологически сложно дифференцированных видов. Неотения — нормальное явление индивидуального развития у водорослей. На ее основе возникают варианты в жизненных циклах. Она же определяет некоторые формы ненаследуемой и наследуемой изменчивости (Перестенко, 1972, 1988). У кустистых форм, какими являются *Desmarestia*, рост как формообразовательный процесс проявляется в увеличении числа порядков ветвей, а ингибиция роста — в сдерживании этого процесса путем детерминации структур, т. е. превращения ветвей с зонами и клетками роста в шипики, зубчики, листочки без клеток роста. Морфология изменяется, но число порядков ветвей сохраняется в определенных пределах. Ранее этот механизм формообразования был рассмотрен нами на примере видов красных водорослей (Перестенко, 1967, 1988). В настоящей работе мы рассматриваем его на примере видов *Desmarestia*.

Род *Desmarestia* был описан M. J. V. Lamouroux в 1813 г. К нему были отнесены *Fucus herbaceus* Turn., *D. ligulatus* Lightf., *D. aculeatus* L., *F. pseudo-aculeatus* Mert. ined. и *D. viridis* Müll. (Lamouroux, 1813). Несколько лет спустя C. Agardh описал новый род *Sporochnus* с типовым видом *Sporochnus pedunculatus* (Huds.) Ag. В числе 13 видов к роду *Sporochnus* были отнесены виды *Desmarestia* Lamour. Одним из основных признаков рода Agardh считал наличие пучков однорядных нитей на поверхности слоевища (Agardh, 1817, 1821a). R. K. Greville (Greville, 1830) восстановил род *Desmarestia*, отделив его от рода *Sporochnus* на том основании, что у представителей последнего пучки волосков располагаются на верхушках ветвей и сохраняются, пока растение не вырастет. У *Desmarestia* они располагаются по краям ветвей и отмирают в молодом возрасте (Frond cartilaginous, plane or compressed, distichously brunched, while young furnished with marginal deciduous tufts of fine green filaments, the brunches set with marginal spine). Кроме того, Greville описал новый род *Dichloria* с единственным видом *D. viridis* (Müll.) Grev. У этого рода, по мнению Greville, волоски отсутствуют (Greville, 1830).

В 1895 г. вышла обобщающая сводка J. B. De-Toni по бурым водорослям (De Toni, 1895). В род *Desmarestia* автор включил 14 видов и выделил в нем 2 подрода: *Dichloria* (Grev.) DeToni и *Eudesmarestia* DeToni. К подроду *Dichloria* он отнес виды без ребра — *D. viridis* (Müll.) Lam. и *D. willii* Rench. К подроду *Eudesmarestia* были отнесены виды с более или менее ясным ребром. Виды *Eudesmarestia* были разделены на две группы: виды с вальковатым и уплощенным почти кожистым слоевищем и виды с плоским пленчатым слоевищем. В числе других к первой группе был отнесен вид *D. aculeata*, ко второй — *D. ligulata*. С этого времени авторы более или менее придерживались системы De-Toni (1895).

W. A. Setchell и N. L. Gardner (1925) приняли подроды, выделенные De-Toni, но обосновали их выделение другими признаками. К подроду *Dichloria* (секция *Virides*) ими были отнесены растения с простыми опадающими волосками, разбросанными по всему слоевищу, с цилиндрическими или слегка уплощенными ветвями и супротивным ветвлением. К подроду *Eudesmarestia* были отнесены виды с ветвящимися, расположенными супротивно по краям ветвей, опадающими пучками волосков. Виды с поочередным ветвлением и уплощенными ветвями были сгруппированы в секцию *Aculeatae*, а виды с супротивным ветвлением и язычковидными ветвями до широких пленчатых или пластинчатых слоевищ — в секцию *Herbaceae* (Setchell, Gardner, 1925). Оба подрода были дополнены видами, описанными из Тихого океана годом раньше (Setchell, Gardner, 1924).

Позднее в работах A. Chapman большинство этих видов было сведено в синонимы (Chapman, 1972a, b). В статье, посвященной систематике секции «ligulata», Chapman анализирует видовые признаки. Анализ проводился отдельно для многократно ветвящихся и неветвящихся-ветвящихся видов. При изучении ветвящихся видов было обнаружено, что такие признаки, как ширина таллома (главной оси и ветвей), число порядков ветвей, густота ветвления, форма и диаметр подошвы, использованные авторами этих видов как видовые признаки, не могут считаться характерными, так как имеют переходные значения. Ломкость таллома объясняется сезонной и экологической изменчивостью, а форма подошвы — индивидуальной изменчивостью. На этом основании виды *D. herbacea* (Turn.) Lam., *D. jordanii* Gardn., *D. latissima* Setch. et Gardn. ex Pease, *D. linearis* Setch. et Gardn. ex Smith, *D. mexicana* Dawson, *D. munda* Setch et Gardn. были сведены автором в синонимы *D. ligulata* (Lightf.) Lam. Не могут также считаться характерными признаками для разделения неветвящихся видов атлантического и тихоокеанского распространения рельефность вторичных вен и угол их отхождения, а также форма пластины и диаметр стволика. Не имеет решающего диагностического значения и признак наличия или отсутствия ветвей, так как в пределах одной популяции автором были обнаружены ветвящиеся и неветвящиеся растения. На этом основании Chapman свел тихоокеанский вид *D. foliacea* Pease и атлантический вид *D. dresnayi* Lamour. ex Leman в синонимы *D. ligulata* var. *firma* (Ag.) J. Ag. И только *D. tabacoides* Okamura, обитающий у берегов Японии, по его мнению, следует считать самостоятельным видом (Chapman, 1972a). В другой работе, посвященной систематике секции *Virides*, этот автор показывает, что признаки, по которым исследователи различали виды, отражают внутрипопуляционную изменчивость. Это изменчивость длины и диаметра осевых побегов, текстуры слоевища, формы концов ветвей, плотности содержимого клетки. В результате тихоокеанские виды *D. media* (Ag.) Grev., *D. farcta* Setch. et Gardn., *D. pacifica* Setch. et Gardn. *D. filamentosa* Dawson были сведены в синонимы *D. viridis* (Chapman, 1972b).

В морях России из подрода *Dichloria* обитает *D. viridis*, из подрода *Eudesmarestia* — все остальные виды. Ниже даны их описания.

1. *Desmarestia aculeata* (L.) Lamour.

Lamouroux, 1813 : 25; Greville, 1830 : 38, tab. 5, fig. 2, 3; Harvey, 1846, tab. XLIX; Kützing, 1859 : 40, tab. 94; Børgesen, 1902 : 444; Rosenvige, Lund, 1943 : 51. — *D. aculeata* f. a: J. Agardh, 1848 : 167. — *Fucus aculeatus* Linnaeus, 1763 : 1632; Turner, 1811 : 122, tab. 187. — *Desmia aculeata* Lyngbye 1819 : 3, tab. 44, B1. — *Sporochnus aculeatus* C. Agardh, 1817 : 10, 1821a : 151.

Exs. Alg. Danm., N 158 *a*, *b*! *D. aculeata*; Phyc. Bor.-Amer., N 129! *D. aculeata* (L.) Lamour.

Слоевище кустистое, оливково-бурого, темно-коричневого или почти черного цвета, до 1 м дл., прикрепляется дисковидной мозолистой подошвой 0.5—1.5 см в диам. Нижняя часть побега до первых ветвей цилиндрическая, 2—5 мм в диам., 0.5—5 см дл. Ветвление поочередное, пучковатое, редко ложно-супротивное, еще реже супротивное, 4—6, редко 7 порядков. Главная ось заметна в основании слоевища. В нижней части слоевища ветви вальковатые, к верхушке уплощаются. Ветви всех порядков узкие, 0.2—0.5, реже 1.2 мм шир. Молодые части слоевища (верхние основные и адвентивные ветви) светлее и мягче старых частей. Ветви 1—2-го порядков 80—25 см дл., развиваются поочередно и из пазух ветвей предыдущего порядка пучками, до 10—12 ветвей из одной пазухи. Ветви 3-го порядка 5—40 см дл., развиваются поочередно, реже из пазух ветвей, по 1—3 ветви в пазухе. Ветви 4—5-го порядков до 20 см дл., располагаются поочередно, иногда имеют по 1—3 ветви в пазухе. Ветви 4—6-го порядков короткие, до 10 см дл., примерно равной длины в слоевище, располагаются поочередно, пазушно, редко супротивно, покрыты жесткими, поочередно расположенными веточками ограниченного роста, шиповидной или шиловидной формы. Шипы 0.5—6 мм дл., примерно одинаковой длины по всему слоевищу, чуть короче на концах ветвей. Они располагаются равномерно на расстоянии 1—7 мм по всей длине ветвей предпоследнего порядка (табл. I, *1*, *2*).

Осевая клеточная нить из цилиндрических клеток до 200 мкм дл., 15—55 мкм шир. Осевая нить окружена рядами крупных клеток с тупыми суживающимися концами. Клетки до 300 мкм дл., 50—110 мкм шир. От клеток отходят ризоидные нити из мелких клеток до 10 мкм в диам. Клеточные оболочки тонкие, утолщаются к периферии слоевища. В старых частях слоевища оболочки толстые. На срезе наружный коровой слой состоит из 1—2 рядов мелких клеток 10—12 мкм выс. и 10 мкм шир. От каждой 1—4-клетки осевой нити слоевища ответвляются однорядные, супротивно разветвленные, с интеркалярной меристемой клеточные нити, в основании погруженные в коровой слой, на поверхности расположенные в два ряда по краям ветвей пучками волосков. Волоски отмирают в течение вегетационного периода. Шипы развиваются одновременно с пучками волосков, в это время они мягкие, тонкие, нежные, 1—2 мм дл. Бугорки в основании пучков не найдены. Спорангии овальной или веретеновидной формы, образуются в коровом слое.

Растет в литоральной и сублиторальной зоне до глубины 60 м, обычно на глубине 2—20 м, на каменисто-песчаном, каменисто-илистом, галечном, скалистом, скалистом с россыпью валунов и камней грунтах, на камнях, скалах и раковинах в открытых и защищенных участках побережья.

Северный Ледовитый океан: побережье Гренландии на север до 81° с. ш., моря Баренцево, Белое, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, Чукотское; Атлантический океан: побережье Европы на юг до сев. Португалии (Foz de Duoro), Англия, Ирландия, Исландия, острова Шетландские, Фарерские; Сев. Америка: о-в Элсмира — Нью-Джерси, Гренландия; Средиземное море у берегов Франции. Тихий океан: Охотское море (северное побережье, западная Камчатка, Сахалин: залив Терпения), Японское море: материковое побережье (бухта Терней—бухта Нельма), Сахалин.

Согласно литературным данным, у берегов восточной Атлантики пучки волосков появляются у молодых растений (побегов) 1-го года жизни на ранних стадиях роста (Harvey, 1846). Они наиболее обычны в мае. К концу июня волоски опадают (в начале июля их уже нет). Но на глубине (24—31 м) и на севере ареала (сев. Гренландия) сохраняются до начала августа (Børgesen, 1902; Rosenvinge, Lund, 1943). В нашем гербарии образцы с пучками волосков из Карского и Белого морей, с Мурманского побережья Баренцева моря были собраны в июле—августе, реже в июне. Возможно, это связано с тем, что в морях Северного Ледовитого океана вегетационный период начинается позднее, чем в Атлантике.

D. aculeata, обитающая у атлантического побережья Европы, отличается от той, что обитает в морях Северного Ледовитого океана, более детерминированным ростом веточек последнего порядка — шипов. У атлантических образцов шипы короче и жестче, чем у образцов из Северного Ледовитого океана. Кроме того, в Атлантике встречается *D. aculeata* с супротивными ветвями в нижней части слоевища. Среди растений этого вида из морей Северного Ледовитого океана такой особенности не обнаружено.

D. aculeata в морях Дальнего Востока растет не повсеместно, хотя в Охотском, Беринговом морях и на Камчатке этот вид указывался неоднократно (Воронихин, 1914; Закс, 1929; Е. Зинова, 1933, 1940, 1952, 1954а, в; Гайл, 1936; Ушаков, 1953; Потехина, 1972, и др.). Согласно проверенным литературным и нашим данным, поселения этого вида разрозненны и не занимают доминантного положения. По результатам экспедиции Зоологического института в Охотском море в 1978 г. от мыса Беллинсгаузена (о-в Сахалин) до мыса Ханянгда на западном побережье на 22 разрезах и 162 сублиторальных станциях *D. aculeata* обнаружена не была (Перестенко, 1966а). На севере Охотского моря этот вид был найден у полуостровов Лисянского, Кони, Пьягина, в Тауйской губе в нижней литорали, в Пенжинском заливе — у о-ва Зубчатый на глубине 0.2—2 м, на западном побережье Камчатки (мысы Утхолокский, Южный, Хариузова, о-в Птичий) в сублиторальной зоне до глубины 15—20 м (Возжинская, 1965, 1966; Блинова, 1968а, б, 1977). Однако, несмотря на неоднократные указания на нахождение этого вида в Охотском море, свидетельств о его доминировании в сообществах нет: о его участии в их строении свидетельствуют слова: «встречается, одиночно, примешивается». В северо-восточной части Охотского моря *Desmarestia* не указывается (Блинова, 1969; Блинова, Возжинская, 1974). Судя по литературе, наиболее часты находки этого вида на восточном побережье о-ва Сахалин, включая залив Терпения (Гайл, 1949; Ушаков, 1953; Tokida, 1954). По неопубликованным данным В. А. Штрика, сотрудника ВНИРО, на 62 береговых водолазных разрезах, выполненных в 1998 г. на о-ве Сахалин к югу от 49° с. ш., к югу от мыса Топографов на япономорском побережье (33 разреза) и в заливе Терпения (29 разрезов), *D. aculeata* была найдена 7 раз, *D. intermedia* 5 раз, *D. ligulata* 4 раза и *D. viridis* — 43 раза (В. А. Штрик, неопубликованные данные). Причем *D. aculeata* была обнаружена 6 раз в заливе Терпения на глубине 0.5—44 м и 1 раз на япономорском побережье на глубине 2.5—5 м. Остальные виды были найдены только на япономорском побережье: *D. intermedia* на глубине +0.1—10 м, *D. ligulata* — на глубине 0—5 м и *D. viridis* — на глубине 0—15 м (В. А. Штрик, неопубликованные данные). По данным М. В. Суховеевой, на обследованном побережье Японского моря от мыса Поворотного до залива Чихачева растут *D. aculeata*, *D. ligulata* и *D. viridis*. *D. aculeata* была найдена на участке побережья между бухтами Терней и Нельма на глубине 6 м единично, *D. ligulata* — между мысом Поворотным и бухтой Терней на глубине 6 м также единично и *D. viridis* по всему побережью на глубине 2—20 м с пометкой «массовые нахождения» (Суховеева, 1969). По другим, непроверенным данным, этот вид рос между мысами Гиляк и Золотой, развиваясь «массами», замещая *D. viridis* (Гайл, 1936), или «разбросанно на каменистом и каменисто-илистом грунтах вдоль полосы *Laminaria*» (Зинова, 1954б). В Татарском проливе у мыса Гладкий *D. aculeata* была найдена на глубине 10 м (Перестенко, неопубликованные данные).

2. *Desmarestia intermedia* Post. et Kupr.

Postels et Ruprecht, 1840 : 13, tab. 26; *D. intermedia* f. *latior* Ruprecht mscr.!; Kützing, 1859 : 41, tab. 96, fig. d; Setchell, Gardner, 1925 : 564. — Гусарова, 1975б : 112. — *Spinularia intermedia* Ruprecht, 1850 : 183 (375). — *S. teretifolia* Ruprecht, 1850 : (375) 183. — *Sporochnus medius* Agardh, 1821a : 153, pr. p. — *Desmarestia aculeata* f. b: J. Agardh, 1848 : 168. — *Fucus pseudo-aculeatus* Mertens mscr.!, pr. p. — *D. aculeata* auct. non Lamouroux: Kjellman, 1889 : 50; Okamura, 1923 : 193, tab. 199, fig. 5—9; Е. Зинова, 1933 : 17, pr. p., 1940 : 190, 1952 : 86, 1954в : 373; Зинова, 1959 : 151, pr. p.; Гайл, 1936 : 34. — *D. viridis* auct. non Lamouroux: Е. Зинова, 1954в : 374, pr. p.; Зинова, 1959 : 151, pr. p. — *D. ligulata* auct. non Lamouroux: Е. Зинова, 1952 : 86.

Lectotype: *Desmarestia intermedia* Postels et Ruprecht. Kamtschatka ad portum St. Petri et Pauli. Expeditio Lütk. LE.

Exs. Amer. Alg. N 352! *D. aculeata* (Linn.) Lamour.

Слоевище кустистое, многократно разветвленное, до 1—1.5 м дл., темно-оливкового или почти черного цвета, прикрепляется широкой конической подошвой 2—5 см в диам. Нижняя часть побега до первых ветвей цилиндрическая, 6 мм в диам. Ветвление поочередное, в нижней части слоевища пучковатое, ложно-супротивное и поочередное, в верхней части слоевища преимущественно поочередное, редко настоящее супротивное, 5—7, реже 8—9 порядков. Осевой побег заметен только в нижней части слоевища. Первое ветвление обычно расположено на расстоянии 1.5—2 см от подошвы. Ветви 1—3- или 4-го порядков до 120—60 см дл. В нижней части слоевища ветви вальковатые, грубые, жесткие, темного цвета, 1—6 мм шир. К верхушке они уплощаются, становятся более мягкими и светлыми. Ветви 4- или 5-го порядка 20—3 см дл., уплощенные. Ветви последнего (6- или 7-го порядка) 30—3 мм дл., мягкие, плоские или уплощенные, или вальковатые, линейной, узколанцетовидной или шиловидной формы или жесткие, шиловидные и шиповидные, тонкие, от нескольких десятых долей мм до 6—7 мм дл. В пазухах ветвей 1—4-го порядков развиваются адвентивные ветви. Они закладываются в виде бугорков. Из одной пазухи могут выходить от 1—2 до 10—12 ветвей. В нижней части слоевища в пазухах больше ветвей, чем в верхней. Пазушные ветви обычно короче основных ветвей, иногда длиннее или равны им. Они возникают позднее основных ветвей, поэтому мягче и светлее. Развитие новых адвентивных ветвей может остановить рост основных или ранее возникших адвентивных ветвей. В тех случаях, когда пазушная ветвь хорошо развита и занимает осевое положение в узле, главную и боковую ветви можно принять за супротивные и ветвление становится ложно-супротивным. Особенно часто оно наблюдается в нижней части слоевища (табл. II).

Осевая нить образована крупными цилиндрическими бесцветными клетками 125—440 мкм дл., 40—80 мкм шир. и окружена крупными и мелкими длинно-цилиндрическими суженными на концах клетками 50—330 мкм дл., 10—45 мкм шир. На поперечном срезе в молодых частях слоевища осевую нить окружают 1—2, в старых частях — до 10—12 рядов клеток. Оболочки клеток осевой нити и внутренних рядов околоосевых клеток тонкие, к периферии слоевища клеточные оболочки утолщаются. В старых частях слоевища клетки имею толстую оболочку. Периферические ряды клеток часто окрашены в темно-коричневый цвет. Коровой слой состоит из одного ряда столбчатых клеток 16—22 мкм выс., 8—10 мкм шир. Однорядные волоски ответвляются от осевой клеточной нити слоевища супротивно через каждые 3—4 клетки, ветвятся супротивно, редко поочередно, располагаются по краям ветвей пучками до 1 см дл. После отпадения волосков по краям ветвей слоевища остаются более или менее хорошо выраженные бугорки. На одном и том же растении встречаются веточки и с бугорками, и с ровным краем.

Пучки волосков появляются ранней весной. Они располагаются на молодых частях слоевища: на верхних частях ветвей и на пазушных ветвях. Пучки могут сохраняться все лето, особенно у экземпляров, растущих на большой глубине. Пазушные веточки, появившиеся в конце вегетационного периода, могут быть покрыты пучками волосков, которые вскоре отмирают; однако в этом случае чаще всего пучки волосков не развиваются. Органы размножения не обнаружены.

Растет в сублиторальной зоне на глубине 3—30 м и в нижнем горизонте литорали в литоральных лужах и расщелинах на скалистом, скалистом с россыпями валунов, камней, гальки и каменистых грунтах в местах, слабо защищенных от прибоя. Обильно разрастается в опресненных местах.

Тихий океан: Берингово море (залив Лаврентия, Лорино, Чаплинские Ключи, заливы Олюторский, Карагинский), тихоокеанское побережье Камчатки (бухта Бечевинская, Ахомптен, Авачинская губа, бухта Вилючинская), Охотское море (Удская губа, заливы Тугурский, Ульбанский: у мыса Заржецкого, заливы Александры, Сахалинский: мыс Литке); острова Св. Лаврентия, Прибылова, Алеутские (Андреяновские, Уналашка), Кадьяк, Баранова, штат Вашингтон: о-в Сан-Хуан, острова Командорские, Курильские (Парамушир — Кунашир, Шикотан), Сахалин.

D. intermedia — сублиторальный вид; однако на литорали Командорских и Курильских островов этот вид поднимается в литоральную зону, где претерпевает определенные морфологические изменения.

У литоральных образцов с о-ва Беринга 7—9 порядков ветвей. Ветви последнего порядка шиповидные, до 1 мм дл. Адвентивные ветви развиваются в пазухах ветвей 1—6 порядков. Начиная с 5-го порядка число ветвей в пазухах не более двух. Расстояние между ветвями 4—9-го порядков 1 см и меньше, поэтому веточки 4—8-го порядков образуют густые короткие метелки. У сублиторальных образцов 5—6 порядков ветвей. Ветви последнего порядка шиповидные или шиловидные, 1—6 мм дл. Адвентивные ветви развиваются в пазухах ветвей 1—3-го порядков. Их число в пазухе сокращается до 1—2. Расстояние между ветвями 2-го порядка 1.5 см. Ветви 4—6-го порядков метелок не образуют.

Таким образом, литоральные растения имеют больше порядков ветвей, веточки последнего порядка у них длиннее. Адвентивные ветви развиваются на большем числе порядков ветвей, чем у сублиторальных растений. На литорали ветви образуют метелки.

Вид образует две формы. Первая форма распространена на островах Беринга и Курильских. Она характеризуется крупным, сильно ветвящимся слоевищем. Число порядков ветвей 7—(9). Ветви 1—5-го порядков ветвятся поочередно и пазушно, пучками. Ветви 6, 7 (8)-го порядков до 1 мм шир., уплощенные и плоские, узколанцетовидной и линейной формы, ветвятся поочередно, редко супротивно. Длина шиповидных веточек последнего порядка 1—7 мм. По краям молодых веточек хорошо заметны бугорки. На старых огрубевших растениях бугорки заметны хуже.

Вторая форма распространена у берегов Аляски, Алеутских островов, Чукотки и Камчатки, встречается в Охотском море. Эта форма характеризуется менее мощным и реже ветвящимся слоевищем, чем первая. Число порядков ветвей 5—6 (7). Ветви 1—4-го порядков ветвятся поочередно и пазушно. Ветви 5—7-го порядков тонкие, узкие, до 0.5 мм шир., часто почти волосовидные, вальковатые или уплощенные, линейной или шиловидной формы, ветвятся преимущественно поочередно, редко супротивно. Длина шиповидных или шиловидных веточек последнего порядка 1—5 мм. На молодых частях слоевища иногда заметны следы отвалившихся ассимиляционных веточек, бугорки выражены слабо или отсутствуют.

D. aculeata и *D. intermedia* — близкие виды, так как имеют сходное строение (размеры, форму, текстуру, характер ветвления, анатомию слоевища). Однако между ними существуют принципиальные морфологические различия. *D. aculeata* имеет 5—6, редко 7 порядков, *D. intermedia* — 6—7, реже 8—9 порядков ветвей. Ветви первых трех порядков у обоих видов являются ветвями неограниченного роста и достигают значительной длины. Рост ветвей следующих порядков несколько ограничен: с каждым порядком длина их значительно уменьшается. У *D. aculeata* ветви 4-го или 5 (6)-го порядков являются ветвями предпоследнего порядка; на одном и том же растении они примерно одинаковой длины (до 10 см). У *D. intermedia* ветви 4—5-го порядков длиннее (до 20 см) и могут многократно, 2—4 раза, ветвиться, образуя метелки. Наиболее отчетливо различия между видами проявляются в характере веточек последнего порядка. У *D. aculeata* они более детерминированы в своем росте, чем у *D. intermedia*. Их форма и размеры на одном и том же растении, как правило, постоянны. Они имеют вид жестких, коротких веточек (1—6 мм дл.) шиповидной или шиловидной формы, располагающихся поочередно по всей длине ветвей предпоследнего порядка. Они примерно равной длины и только на концах ветвей становятся короче. У *D. intermedia* рост веточек последнего порядка ингибируется в меньшей степени, и длина их, как правило, сильно варьирует на одном и том же растении, от растения к растению и в разных популяциях. Одновременно варьирует их форма: в пределах одного порядка ветвей постоянно наблюдается переход от ветви к шипу. Этот переход от ветви к шипу у *D. aculeata* наблюдается крайне редко. Веточки последнего порядка у *D. intermedia* могут быть короткими, до 5 мм дл., шиповидной или шиловидной формы, или более длинными, до 3 см, плоскими, уплощенными или вальковатыми, линейной, узколанцетовидной или шиловидной формы. Кроме того, для этого вида характерно наличие бугорков по краям ветвей. Таким образом, вследствие разной степени ингибиции роста эти виды имеют ряд четких морфологических различий, которые в совокупности придают им характерный облик.

Со времени описания *D. intermedia* признавалась как самостоятельный вид или в качестве синонима относилась к виду *D. aculeata*.

Вид *D. intermedia* Post. et Rupr. был описан в 1840 г. (Postels, Ruprecht, 1840), однако у De-Toni упомянут не был. В распространении к *D. aculeata* De-Toni пишет: «forsan eadem species in oceano Pacifico ad littora Camciatcae (Postels, Ruprecht) — может быть, тот же самый вид в Тихом океане на литорали Камчатки», несомненно, имея в виду *D. intermedia* (De-Toni, 1895 : 459).

Setchell и Gardner (1925) дают описание этого вида и помещают его в секцию *Aculeatae* подрода *Eudesmarestia*. В синонимике указаны: *D. aculeata* Setchell a. Gardner, Alg., N. W. Amer., 1903 : 246 (in part); Tilden, Amer. Alg. (Exsicc.) no 352. Possibly, Saunders, Alg. Harriman Exp., 1901 : 422. В примечании к виду авторы пишут: «*D. intermedia* обычно считалась *D. aculeata*, представители которой, по-видимому, не встречаются на нашем побережье. *D. aculeata*, по крайней мере, типичная форма, характеризуется наличием на коротких и более длинных ветвях коротких ветвей ограниченного роста, принимающих форму шипиков. Однако *D. intermedia* редко имеет настоящие шипики, т. е. короткие жесткие шиповидные ветви очень ограниченного роста, какие характерны для *D. aculeata* и *D. latifrons*. Характерной чертой *D. intermedia* является наличие пучковатого ветвления в нижней части слоевища. Ветви, исходящие из одной точки, располагаются почти супротивно, т. е. возникают одна подле другой, но одна ветвь помещается на оси выше, отчего обе ветви располагаются не точно супротивно» (Setchell, Gardner, 1925 : 565).

До определенного времени исследователи тихоокеанский северо-американской флоры этот вид считали самостоятельным видом, распространенным от Берингова моря до Puget Sound, Калифорния (Setchell, Gardner, 1925; Doty, 1947; Scagel, 1957, 1961, 1967; Dawson, 1961, и др.). Затем он был сведен в синонимы *D. aculeata* (Chapman, Burrows, 1971; Lindstrom, 1977; Gabrielson et al., 1987; O'Clair et al., 1996).

В отечественной литературе таксономическое положение *D. intermedia* также неопределенно. Этот вид указывался как синоним *D. aculeata* (Зинова, 1933) и определялся в Беринговом море и на Камчатке соответственно этому утверждению (Кардакова-Преженцова, 1938; Зинова, 1940, 1952, 1954в, и др.). Под этим же названием вид указывался для Курильских островов (Гайл, 1949; Кусакин, 1956, 1961; Зинова, 1959; Михайлова, 1959; Суховеева, 1972). И только в нескольких работах был указан вид *D. intermedia* (Кусакин и др., 1974; Гусарова, 1975а, б; Виноградова и др., 1978).

Некоторые японские исследователи на Курильских островах и Сахалине, по-видимому, определяли *D. intermedia* под названием *D. aculeata*. Так, Okamura описывает *D. aculeata*, а рисует *D. intermedia* (Okamura, 1923). Yamada определяет свои сборы с о-ва Уруп как *D. aculeata*, но отмечает, что они больше похожи на *D. intermedia* (Yamada, 1935). Nagai и Tokida (Nagai, 1940; Tokida, 1954), возможно, имели разнородный материал с островов Курильских и Сахалин, так как ссылаются и на рисунок Okamura (1923), и на изображение типичной *D. aculeata* в работе Taylor (Taylor, 1937). Оба автора дают распространение *D. intermedia*.

D. intermedia определялась и под другими видовыми названиями: *D. ligulata* (Зинова, 1952) и *Sporochnus medius* (Agardh, 1821а), о чем свидетельствуют образцы вида, хранящиеся в Гербарии Ботанического института РАН. Один из них с 2 этикетками. На одной рукой Agardh написано: «Sporochnus medius mihi Agardh». На второй рукой Mertens написано: «Fucus pseud-aculeatus M.* Unalaschka Chamisso. Hb. Chamisso».

Sporochnus medius был описан Agardh в 1821 г.: «Fronde compressa multoties pinnata, pinnis opposites filiformibus spinulosus. ...Pinnae frondi primariae similes, licet tenuiores, opposite. ...Habitus sporochni aculeati». В синонимах указывается единственное название: «Fucus pseudo-aculeatus, Mert. mscr. In herb. Chamisso. Ad Unalaschka. Communicavit Chamisso» (Agardh, 1821a). В работе того же года, Icones algarum ineditae (Agardh, 1821b), в которой цитируется Species algarum (Agardh, 1821a), дается изображение водоросли, соответствующее приведенному описанию. Таким образом, Agardh под названием *S. medius* определял 2 вида: *Desmarestia viridis* и *D. intermedia*.

В работах последних 10 лет по флоре материкового побережья Берингова моря, Камчатке, Командорским и Курильским островам *D. intermedia* указывается как самостоятельный вид (Клочкова, Березовская, 1997; Клочкова, Королева, 2003) или как синоним *D. aculeata* (Селиванова, Жигадлова, 2000; Селиванова, 2004).

В 1978 г. в Гидробиологической экспедиции Зоологического института АН СССР к берегам восточной Камчатки на 11 разрезах от бухты Русской в Авачинской губе до мыса Олюторского в Олюторском заливе виды *Desmarestia* не были обнаружены (Перестенко, 1996б). Это свидетельствует о том, что род *Desmarestia* распространен на шельфе Камчатки и Берингова моря не повсеместно и, скорее всего, не играет существенной роли в экосистемах этого региона.

На Курильских островах *D. intermedia* распространена. По данным И. С. Гусаровой, в сублиторальной зоне Итурупа, Урупа и Симушира (Курильские острова) *D. intermedia* вместе с ламинариевыми участвует в сложении распространенных сообществ. На скалистых и скалистых с россыпями валунов и камней грунтах этот вид представлен как сопутствующий; однако местами, на глубинах 1—20, 24—30 м, формирует фитоценозы как субдоминант. На каменисто-песчаных грунтах на глубине 1—7 м *D. intermedia* участвует в сложении фитоценозов как субдоминант и на глубине 8—15 м образует монодоминантные фитоценозы (Гусарова, 1975а). В литоральной зоне этот вид встречается в литоральных лужах среднего и нижнего горизонтов (Кусакин, 1956, 1961).

В Охотском море этот вид в небольших количествах был обнаружен у мыса Литке на глубине 2 м на песчаном с валунами грунте, на глубине 5 м на песчано-каменистом грунте, в заливе Ульбанском к северу от мыса Заржецкого на глубине 2 м на заиленном песчаном грунте со щебнем, в заливе Александры на глубине 5—6 м на песчаном с валунами грунте и на глубине 10 м на каменистом с валунами грунте (Перестенко, 1996а; неопубликованные данные).

В Гербарии Ботанического института РАН имеется образец *D. intermedia* из сборов Миддендорфа в Удской губе в 1844 г., определенный и надписанный Ruprecht как *Spinularia intermedia*: «in rejectamentis pr. Dschudshandran».

В Японском море этот вид, возможно, встречается у Сахалина.

3. *Desmarestia latifrons* (Rupr.) Kütz.

Kützing, 1859 : 40, tab. 95, fig. I. — Setchell, Gardner, 1925 : 563, tab. 90; Abbott, Hollenberg, 1976 : 222, fig. 184; *Desmarestia latifrons* Ruprecht mscr.! — *Spinularia latifrons* Ruprecht, 1850 : (375) 163.

Lectotype: *Spinularia latifrons* Ruprecht. California boreal. Ross. Leg. Wosnessensky. LE.

Слоевище кустистое, плоское, темно-коричневое, до 2 м дл., прикрепляется подошвой. Осевой побег сдавленный до уплощенного. Ветвление поочередное. Ветви 3—4 порядков, 1.5—3 мм шир., по краю с поочередными зубчиками, укорачиваются к верхушке растения. Ось и главные ветви с малоприметной центральной жилкой.

Типовой образец представляет собой большой фрагмент слоевища около 1.2—1.3 м дл. Ветвление 4 порядков, поочередное и пазушное. Ветви последних 2 порядков плоские, линейные, слегка извилистые, сужённые в основании, 2.5 мм шир., 0.4—0.6 мм толщ. Зубчики клиновидные, короткие, располагаются поочередно. В плоских ветвях центральная жилка не заметна (табл. I, *3*, *4*).

Клетки осевой нити 60—53 мкм шир., 280 мкм дл. Клетки, расположенные вокруг осевой нити, 40—60 мкм шир., 120—240 мкм дл., уменьшаются к поверхности слоевища. На срезе поверхностные клетки столбчатые, 17.5—20 мкм выс., 8.5—10 мкм шир., как правило, разделены на 2 клетки. Спорангии 12 × 25 мкм.

Литоральная, сублиторальная зоны до глубины 15 м в местообитаниях с сильным прибоем.

Тихий океан: Сев. Америка (Орегон — Калифорния, Баха Калифорния); острова Командорские, Курильские (о-в Уруп?).

D. latifrons была обнаружена на о-ве Уруп (Okamura, 1910) и на Командорских островах (Клочкова, Березовская, 1997). Okamura иллюстрирует этот вид (tab. 74, 75, fig. 7) и, не давая описания, кратко замечает: «Перед нами только один экземпляр. Форма *Desmarestia aculeata* (L.) Lamour.? О-в Уруп». В подписи к рисунку пишет: «Слоевище *Desmarestia latifrons* (Rupr.?) Kuetz.». Изображение *D. aculeata* с о-ва Сахалин, более напоминающее *D. intermedia* (Okamura, 1923), существенно отличается от изображения водоросли с о-ва Уруп. В работе Н. Г. Клочковой и В. А. Березовский этот вид указывается во флористическом списке.

О широкой форме вида *Desmarestia* с о-ва Уруп пишет также и Рупрехт (Ruprecht, 1850). В Гербарии Ботанического института есть образцы этой формы, отнесенные Рупрехтом к форме *latior* mscr. вида *D. intermedia*. Ее изображение, соответствующее гербарным образцам, есть у Kützing (1859). Мы изучили эти образцы и пришли к заключению, что они представляют собой широкую форму *D. intermedia*.

4. *Desmarestia ligulata* (Ligtf.) Lamour.

Lamouroux, 1813 : 25, tab. 2, fig. 1; Greville, 1830 : 37, tab. 5; Harvey, 1846, tab. 115; De-Toni, 1895 : 460; Setchell, Gardner, 1925 : 566, tab. 87; Okamura, 1910 :

82, tab. 72, 75, fig. 1—4; Nagai, 1940 : 54; Chapman, 1972a : 90; Abbott, Hollenberg, 1976 : 222, fig. 185, 186; Перестенко, 1980 : 157, рис. 360. — *Sporochnus ligulatus* (Lightf.) C. Agardh, 1821a : 158. — *Fucus ligulatus* Lightfoot, 1777 : 946, tab. 29; Turner, 1809 : 74, tab. XCYIII.

Exs. Alg. Danm. N 55! *D. ligulata*.

Слоевище кустистое, плоское, оливково-зеленое, до 1 м дл., прикрепляется подошвой неправильной формы до 1 см в диам. Осевой побег заметен по всему слоевищу. Нижняя часть побега до первых ветвей цилиндрическая, 1—2 см дл. Ветвление супротивное. Ветви 4, реже 5 порядков, 1—8 мм шир. Ветви первых двух порядков линейные, обычно с тонкой жилкой, укорачиваются к вершине и основанию несущей оси или ветви. Ветви предпоследнего и последнего порядков линейно-ланцетовидные и ланцетовидные, по краю зубчатые или линейные и шиловидные. Длинные ветви 2—4-го порядков без определенной последовательности чередуются с короткими ветвями. Волоски эндогенные, в пучках до 1 см дл., ветвятся поочередно и супротивно, располагаются супротивно по краям ветвей (табл. III, IV).

Осевая нить слоевища состоит из цилиндрических клеток до 150 мкм шир. и 750 мкм дл. На поперечном срезе нить окружена несколькими рядами крупных клеток овальной формы до 120 мкм шир. К периферии клетки уменьшаются. Клетки наружного корового слоя до 10 мкм выс. Одногнездные спорангии образуются в наружном коровом слое.

Растет в нижнем горизонте литорали и в сублиторали до глубины 20 м на скалистом и каменистом грунтах, обычно на открытых участках побережья.

Северный Ледовитый океан: Норвегия (к югу от Лофотенских островов), Ян-Майен; Атлантический океан: Франция, Марокко, Англия, Ирландия, Исландия, острова Шетландские, Фарерские, Фолклендские; Антарктический бассейн: Антарктический п-ов, острова Южная Георгия, Крозе; Тихий океан: Сев. Америка (Аляска: о-в Кадьяк — Мексика), Южная Америка (о-в Чилоэ — Огненная Земля), Оклендские острова, Азия: острова Южные Курильские, Сахалин, Монерон, Хоккайдо, Хонсю (северо-восточное побережье до залива Сагами), материковое побережье Японского моря (Терней—Данчун).

5. *Desmarestia kurilensis* Yamada, 1935 : 14, tab. 4; Nagai, 1940 : 54; Chapman, 1972b : 229, fig. 11, 12; Перестенко, 1980 : 158.

Type: *Desmarestia kurilensis* Yamada. Kurile Isl.: Urup, Iema Bay.

Слоевище кустистое, 20—50 см дл., темно-оливкового до темно-коричневого цвета, прикрепляется дисковидной подошвой. Осевой побег 2—3 мм толщ. в основании, заметен по всему слоевищу. Побег и ветви уплощенные. Ветвление супротивное, изредка поочередное, иногда одна из супротивных ветвей недоразвита. Ветви 4—5 порядков, без жилок, линейные. Волоски и веточки обычно оканчиваются приостренной изогнутой клеткой. Клетки осевой нити толстостенные, до 180 мкм шир., 400 мкм дл. На поперечном срезе осевую нить окружает ряд толстостенных клеток 70—120 мкм шир. Коровой слой состоит из одного ряда клеток 20 мкм выс., 16 мкм шир.

Растет в нижнем горизонте литорали и в сублиторали до глубины 40 м, обычно в сообществах ламинариевых водорослей на скалистом, скалистом с россыпями камней, гальки и намывами песка, песчаном с камнями грунтах в открытых местообитаниях.

Тихий океан: острова Курильские (Матуа, Ушишир, Симушир, Итуруп, Шикотан); Японское море (залив Чихачева, бухта Рудная, залив Петра Великого; Сахалин: залив Виахту, мыс Уанди); Сев. Америка: Британская Колумбия (острова Короля Эдварда, Ванкувер, Калверт), Калифорния (бухта Кармел).

6. *Desmarestia viridis* (Müll.) Lamour.

Lamouroux, 1813 : 25; Okamura, 1910 : 84, tab. 73, 75, fig. 5, 6; Rosenvinge, Lund, 1943 : 54; Chapman, 1972b : 225, fig. 5—10; Abbott, Hollenberg, 1976 : 225, fig. 187. — *Fucus viridis* Müller, 1782, tab. 886; Tutner, 1809 : 72, tab. XCYII. — *Sporochnus viridis* (Müll.) Agardh, 1821a : 154. — *Dichloria viridis* (Müll.) Greville, 1830 : 39, tab. 6; Agardh, 1848 : 164; Перестенко, 1980 : 158. — *Sporochnus medius* C. Agardh, 1821a : 153, pr. p.; 1821b, tab. XYI. — *Desmarestia media* (Agardh) Greville, 1830 : 10; Setchell, Gardner, 1925 : 561; Зинова, 1959 : 151.

Exs. Phyc. Bor.-Amer. N 531! *D. viridis* (Muell.) Lamour.; N 1036! *D. aculeata* f. *media* (Ag.) J. Ag.; Alg. Danm. N 56! *Dichloria viridis.*

Слоевище кустистое, до 1—2 м дл., обильно разветвленное, светло-оливковое или бурое, зеленеет на воздухе. Прикрепляется небольшой дисковидной подошвой. Осевой побег цилиндрический или слегка уплощенный, хрящеватый, ломкий, заметен по всему слоевищу. Ветвление супротивное, редко поочередное. Ветви 4—6, реже 7 порядков, с каждым порядком уменьшаются и становятся мягче. Ветви 2-го порядка 6—40 см дл., ветви 3-го порядка — 3—20 см, 4-го — 2—15, 5-го — 1—10 см, 6—7-го порядков — до 2 см дл. Ветви 3—5-го порядков или длинные волосовидные, или более короткие и хрящеватые. Волоски экзогенного происхождения, однорядные, двух- или трехрядные, грубые, простые, реже ветвящиеся поочередно и супротивно. Клетки волосков обычно прямоугольные или квадратные, до 35 мкм выс., 25 мкм шир. Волоски разбросаны по всему слоевищу без определенного порядка.

Осевая нить из клеток до 180 мкм шир., 350 мкм дл., окружена крупными клетками с толстыми оболочками 55—240 мкм шир., до 550 мкм дл. и более мелкими вытянутыми клетками 10—50 мкм шир., до 50 мкм дл. В нижней части слоевища осевая нить до 50 мкм шир., окружена клетками такой же ширины. Кора из одного слоя изодиаметрических клеток 10—16 мкм выс. Одногнездные спорангии в коровом слое.

Растет в нижнем горизонте литорали и в сублиторали до 40 м глуб. на скалистом, каменистом, илисто-песчаном и илистом грунтах в защищенных, полузащищенных и открытых местообитаниях.

Северный Ледовитый океан: Сев. Америка: Гренландия, Ян-Майен, Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, моря Норвежское, Баренцево, Белое, Карское, Чукотское; Атлантический океан: Сев. Америка (о-в Элсмира — штат Нью-Джерси), Европа (Дания—Франция), Англия, Ирландия, Исландия, острова Шетландские, Фарерские; Тихий океан: Сев. Америка (Алеутские острова, Аляска—Баха Калифорния, Калифорнийский залив); Азия: моря Берингово, Охотское, Японское, Желтое, Восточно-Китайское, Камчатка, острова Командорские, Курильские, Сахалин. Южная граница распространения проходит в Желтом море (Ляодунский п-ов) и Восточно-Китайском море (Кюсю: преф. Кумамото). У берегов Кюсю встречается весьма редко.

D. viridis занимает обособленное положение среди видов рода *Desmarestia.* Greville выделил этот вид в отдельный род *Dichloria.* Основным аргументом для выделения рода он считал отсутствие пучков однорядных волосков и характерное анатомическое строение слоевища (Greville, 1830).

Некоторые авторы также указывают на наличие волосков у *D. viridis* (Jónsson, 1903, 1904; Rosenvinge, 1910; Rosenvinge, Lund, 1943; Newton, 1931; Taylor, 1937).

Но ни один из авторов не дает их описания, и только Newton сообщает, что волоски располагаются пучками, а Taylor пишет, что они представляют собой однорядные нити 10—40 мкм шир. Волоски были найдены в образцах, собранных с января по август. Большинство авторов считает, что волоски отмирают к концу лета (Rosenvinge, 1910; Rosenvinge, Lund, 1943; Taylor, 1937).

Впервые о волосках подрода *Dichloria* более определенно написали Setchell и Gardner. Они охарактеризовали их как грубые, простые, разбросанные по всему слоевищу, сходные с волосками рода *Phaeurus*, от которых отличаются тем, что опадают, а не сохраняются постоянно (Setchell, Gardner, 1925).

Монотипический род *Phaeurus* был описан из Антарктики (Scottsberg, 1907). Волоски, характерные для рода, этот автор описывает как грубые, простые ассимиляционные нити 1—3 мм дл. Они состоят из толстостенных бочонковидных клеток 30—70 мкм шир., имеют интеркалярную меристему, разбросаны по всему слоевищу и сохраняются постоянно. На рисунке нити отходят от наружного корового слоя, т. е. имеют экзогенное происхождение.

Похожие волоски были обнаружены нами на двух растениях. Одно из них было собрано в Японском море на о-ве Попова в январе, другое — на о-ве Симушир в октябре. На январском экземпляре нити обильно и беспорядочно покрывают молодое тонкое слоевище. Они однорядные, двух- или трехрядные, до 300 мкм дл., в основании с супротивными, реже поочередными ветвями. Клетки нитей широкие, четырехугольные, 5—8 мкм выс., до 15 мкм шир. Нити отходят от наружного слоя коры. На октябрьском, грубом, с неровной и шерстистой поверхностью экземпляре нити несколько иные: однорядные, простые, иногда поочередно разветвленные, иногда в основании покрытые корой. Клетки нитей квадратной, удлиненной четырехугольной или бочонковидной формы; 10—25 мкм шир., 10—35 мкм выс.; конечные клетки заостренные. Длина нитей до 300 мкм. Нити отходят от наружного слоя коры и беспорядочно разбросаны по всему слоевищу.

Волоски экзогенного происхождения были обнаружены также у *D. tabacoides* Okam. (Okamura, 1908). Автор пишет, что эти простые волоски образуются от эпидермальных клеток и удлиняются делением базальных клеток.

Возможно, дальнейшие исследования позволят установить еще большее сходство *Desmarestia viridis* с *Phaeurus antarcticus* и объединить эти виды в один род — *Dichloria*.

Благодарности

Авторы благодарят А. В. Чабана за исполнение и подготовку к печати иллюстраций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Блинова Е. И. Морские водоросли северо-восточной части Охотского моря // Новости систематики низших растений. 1968а. С. 33—38.

Блинова Е. И. Видовой состав и вертикальное распределение морских водорослей в Пенжинской губе (Охотское море) // Океанология. 1968б. Т. 8. Вып. 2. С. 279—286.

Блинова Е. И. Подводные исследования водорослевого пояса в северо-восточной части Охотского моря. Морские подводные исследования. М., 1969. С. 114—120.

Блинова Е. И. Фитобентос литорали и сублиторали северной части Охотского моря (Тауйская губа, полуостров Кони и Пьягина) // Тр. ВНИРО. 1977. Т. 124. С. 12—21.

Блинова Е. И., Возжинская В. Б. Водорослевая флора и растительность залива Шелихова (Охотское море) // Тр. ВНИРО. 1974. Т. 99. С. 143—153.

Виноградова К. Л., Клочкова Н. Г., Перестенко Л. П. Список водорослей литорали восточной Камчатки и западной части побережья Берингова моря // Сб. Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М., 1978. С. 150—155.

Возжинская В. Б. Макрофиты морских побережий Сахалина // Тр. Ин-та Океанологии. 1964. Т. 69. С. 330—428.

Возжинская В. Б. Морские водоросли западного побережья Камчатки // Новости систематики низших растений. 1965. С. 73—78.

Возжинская В. Б. Экология и распределение водорослей материкового берега Охотского моря // Сб.: Экология и распределение морской донной фауны и флоры. Тр. Ин-та океанологии. 1966. Т. 81. С. 153—175.

Воронихин Н. Н. Морские водоросли Камчатки // Тр. Камчат. эксп. Ф. П. Рябушинского. Бот. Отд. Вып. 2. 1914. С. 475—524.

Гайл Г. И. Ламинариевые дальневосточных морей // Вестн. Дальневост. филиала АН СССР. 1936. № 19. С. 31—65.

Гайл Г. И. Промысловые водоросли Сахалина и Курильской гряды. Владивосток, 1949. 88 с.

Гусарова И. С. Макрофитобентос сублиторальной зоны островов Итуруп, Уруп и Симушир (Большая Курильская гряда): Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1975а. 162 с.

Гусарова И. С. Макрофиты сублиторальной зоны островов Итуруп, Уруп и Симушир // Новости систематики низших растений. 1975б. Т. 12. С. 111—123.

Зинова А. Д. Список морских водорослей Южного Сахалина и южных островов Курильской гряды // Исследования дальневосточных морей СССР. Вып. 6. 1959. Тр. Курило-Сах. эксп. 2. С. 146—161.

Зинова Е. С. Водоросли Камчатки // Иссл. морей СССР. Вып. 17. 1933. С. 7—42.

Зинова Е. С. Морские водоросли Командорских островов // Тр. Тихоокеан. комитета. Вып. 5. 1940. Т. 5. С. 165—243.

Зинова Е. С. Высшие водоросли Чукотского моря и Берингова пролива // Крайний северо-восток СССР. Т. 2. Фауна и флора Чукотского моря. 1952. С. 83—97.

Зинова Е. С. Водоросли Охотского моря // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. II. 1954а. Вып. 9. С. 259—310.

Зинова Е. С. Водоросли Татарского пролива // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. II. 1954б. Вып. 9. С. 311—364.

Зинова Е. С. Морские водоросли юго-восточной Камчатки // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. II. 1954в. Вып. 9. С. 365—400.

Кардакова-Преженцова Е. А. Водорослевая растительность Командорских островов // Изв. ТИНРО. 1938. Т. 14. С. 77—108.

Клочкова Н. Г., Королева Т. Н. Видовой состав морских водорослей-макрофитов острова Парамушир (северные Курилы) // Альгология. 2003. Т. 13. № 1. С. 83—94.

Кусакин О. Г. К фауне и флоре осушной зоны острова Кунашир // Докл. 3-й конф. по иссл. фауны дальневост. морей. Январь 1954 г. Тр. проблем. и тематич. совещ. (ЗИН АН СССР). 1956. Вып. 6. С. 98—115.

Кусакин О. Г. Некоторые закономерности распределения фауны и флоры в осушной зоне южных Курильских островов // Иссл. дальневост. морей СССР. 1961. Вып. 7. С. 312—343.

Кусакин О. Г., Кудряшов В. А., Тараканова Т. Ф., Шорников Е. И. Поясообразующие флоро-фаунистические группировки литорали Курильских островов / Растительный и животных мир литорали Курильских островов. Новосибирск, 1974. С. 5—75.

Михайлова Н. Ф. Распределение высших водорослей вдоль берегов острова Шикотан // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 3. С. 379—386.

Перестенко Л. П. Rhodomela laris (Turn.) C. Ag. на советском побережье Тихого океана // Новости систематики низших растений. 1967. С. 141—162.

Перестенко Л. П. Индивидуальное развитие бурых водорослей и онтогенетический принцип построения филогенетических систем // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 7. С. 750—764.

Перестенко Л. П. Водоросли залива Петра Великого. Л., 1980. 232 с.

Перестенко Л. П. Красные водоросли (*Rhodophyta*) северо-западной части Тихого океана. 1988. Дис. ... докт. биол. наук. Л. 397 с.

Перестенко Л. П. Фитоценозы сублиторали юго-западного побережья Охотского моря и Шантарских островов // Бот. журн. 1996а. Т. 81. № 7. С. 41—55.

Перестенко Л. П. Фитоценозы сублиторали восточной Камчатки и Командорских островов // Бот. журн. 1996б. Т. 81. № 12. С. 80—96.

Потехина А. В. Распределение и видовой состав макрофитов сублиторали о. Большой Шантар (Охотское море) // Сб.: Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии ТИНРО. Вып. 7. Владивосток, 1972. С. 100—105.

Селиванова О. Н. Дополнение к флоре морских водорослей юго-восточной Камчатки // Новости систематики низших растений. 1988. Т. 25. С. 57—63.

Селиванова О. Н. Макрофиты российского шельфа Берингова моря, Командорских островов и юго-восточной Камчатки: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток, 2004. 39 с.

Селиванова О. Н., Жигадлова Г. Г. Донные водоросли российского побережья Берингова моря (включая Командорские острова). I. Остров Медный // Тр. Камчат. ин-та экол. природ. 2000. Вып. 1. С. 71—108.

Суховеева М. В. Состояние запасов, распределение ламинарии и некоторых других водорослей у берегов Приморья // ТИНРО. Владивосток, 1969. 23 с.

Суховеева М. В. Laminaria japonica Aresch. и сопутствующие ей макрофиты // Изв. ТИНРО. 1971. Т. 75. С. 152—154.

Суховеева М. В. Водоросли сублиторали Южно-Курильского мелководья // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Вып. 7. 1972. С. 88—99.

Суховеева М. В. Флористический состав и экология макрофитов приморского побережья Японского моря // Тр. ВНИРО. 1977. Т. 124. С. 6—11.

Ушаков П. В. Фауна Охотского моря и условия ее существования. М.; Л., 1953. 459 с.

Abbott I. A., Hollenberg G. J. Marine algae of California. Stanford, 1976. 827 p.

Agardh C. A. Synopsis Algarum Scandinaviae, adjecta dispocitione universali algarum. Lundae, 1817.

Agardh C. A. Species algarum rite cognitae. Vol. 1. Pars 1. *Fucoideae*. Gryphiswaldiae, 1821a. 168 p.

Agardh C. A. Icones algarum ineditae. Fasciculus secundus. 20 tab. Holmiae, 1821b.

Agardh J. G. Species genera et ordines Fucoidearum. Vol. I. Lundae, 1848. 363 p.

Børgesen F. Marine algae of the Faeröes // Bot. Faeröes. Parth II. Copenhagen, 1902. 532 p.

Chapman A. R. O. Species discrimination and morphological variation in the ligulate section of *Desmarestia* // Proc. 7th Int. Seaweed Symp. Sapporo, 1971. Tokyo, 1972a. P. 90—97.

Chapman A. R. O. Species delimitation in the filiform, oppositely branched members of the genus *Desmarestia* Lamour. in the northern hemisphere // Phycologia. 1972b. Vol. 11. N 3/4. P. 225—232.

Chapman A. R. O., Burrows E. M. Field and culture studies of *Desmarestia aculeata* (L.) Lam. // Phycologia. 1971. Vol. 10. N 1. P. 63—76.

Dawson E. Y. A guide to the literature and distributions of Pacific benthic algae from Alaska to the Galapagos Islands // Pacific Sci. 1961. Vol. 15. P. 370—461.

DeToni J. B. Sylloge algarum. Vol. 3. *Fucoideae*. Patavii, 1895. 638 p.

Doty M. S. The marine algae of Oregon. Part I. *Chlorophyta* and *Phaeophyta* // Farlowia. 1947. Vol. 3. N 1. P. 1—65.

Flora Danica. Icones plantarum. Fasc. I—LI. Hafniae, 1766—1783.

Greville R. K. Algae Britannicae or Descriptions of the marine and other inarticulated plants of the British Islands belonging to the order algae. Edinbourgh, 1830. 218 p.

Harvey W. H. Phycologia Britannica. Vol. 1. London, 1846. 143 tab.

Jónsson H. The marine algae of Iceland. II. *Phaeophyceae* // Bot. Tidsskr. 1903. Bd 25. N 2. P. 141—195.

Kjellman F. R. Om Beringhafvets Algflora // Kgl. Sv. Vet.—Akad. handl. 1889. Bd 23. N 8. S. 1—58.

Kützing F. T. Tabulae Phycologicae. Nordhausen, 1859. B. 9. 42 p. 100 tab.

Lamouroux J. V. F. Essai sur les genres de la famille des Thalassiophytes non articulées. Paris, 1813. 76 p.

Lightfoot J. Flora Scotica. II. London, 1777.

Lindstrom S. C. An annotated bibliography of the benthic marine algae of Alaska. ADF a. Technic. Dato. Rep. n. 31. Alaska: Juneau, 1977. 172 p.

Linnaeus C. Species plantarum. 2. Holmiae, 1763.

Lyngbye H. C. Tentamen Hydrophytologiae Danicae. Hafniae, 1819.

Nagai M. Marine algae of the Kurile Islands. I // J. Fac. Agricul., Hokkaido Imp. Univ. 1940. Vol. 46. Pt. 1. 137 p.

Newton L. A handbook of the British Seaweeds. London, 1931. 478 p.

O'Clair R. M., Lindstrom S. C., Brodo I. R. Southeast Alaska's Rocky Shores. Alaska: Plant Press, Auke Bay. 1996. 151 p.

Okamura K. Icone of Japanese algae. Tokyo, 1908. Vol. 1. N 8. P. 179—208; 1910. Vol. 2. N 4. P. 77—87; 1923. Vol. 4. N 10. P. 185—205.

Postels A., Ruprecht F. Illustrationes algarum. St. Petersburg, 1840. 24 p.

Rosenvinge L. K., Lund S. The marine algae of Denmark. Vol. 2. *Phaeophyceae. Corynophlaeaceae, Chordariaceae, Sporochnaceae, Desmarestiaceae, Arthrocladiaceae*, with supplementary comments on *Elachistaceae* // Kgl. Danske Vidensk. Selscab. Biol. Skr. 1943. Bd 2. N 6. 59 p.

Ruprecht F. J. Algae Ochotenses. St. Petersburg, 1850. (435) 243 S.

Scagel R. F. An annotated list of the marine algae of British Columbia and northern Washington // Nat. Mus. Canada Bul. N 150. Ser. N 52. Ottawa, 1957. 289 p.

Scagel R. F. The distribution of certain benthic algae in Queen Charlotte Strait, British Columbia, in relation to some environmental factors // Pac. Sci. 1961. Vol. 15. N 4. P. 494—539.

Scagel R. F. Giudo the common seaweeds of British Columbia. Handb. N 27. Victoria, British Columbia, 1967. 333 p.

Setchell W. A., Gardner N. L. Phycological contributions, VII // Univ. California Publ. Bot. 1924. Vol. 13. N 1. P. 1—13.

Setchell W. A., Gardner N. L. The marine algae of the Pacific coast of North America. *Melanophyceae* // Univ. California Publ. Bot. 1925. Vol. 8. Part III. P. 383—898.

Skottsberg C. Zur Kenntniss der Subantarktischen und Antarktischen Meeresalgen. I. *Phaeophyceen* // Wiss. Ergebn. Schwed. Südpolar-Exped. 1901—1903. 1907. Bd 4. 172 S.

Taylor W. R. Marine algae of the northeastern coast of North America. Ann Arbor, Univ. Michigan Press, 1937. 427 p.

Tokida J. The marine algae of Southern Saghalien // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1954. Vol. 2. N 1. 264 p.

Turner D. Fuci sive Plantarum Fucorum Generi a Botanicis Ascriptarum Icones Descriptiones et Historia. Vol. 2. London, 1809. 162 p. tab. 72—134; Vol. 3. London, 1811. 153 p. tab. 135—196.

Yamada Y. Marine algae from Urup, the middle Kuriles, especially from the vicinity of Iema Bay // Sci. Pap. Inst. Alg. Res. Fac. Sci Hokkaido Imp. Univ. 1935. Vol. 1. N 1. P. 1—26.

SUMMARY

Six species of the genus *Desmarestia*: *D. aculeata*, *D. intermedia*, *D. latifrons*, *D. ligulata*, *D. kurilensis*, *D. viridis* have been recognized in the Far-Eastern seas of Russia. Results of investigations have been reflected in the original species descriptions, ecologic and biogeographic data and remarks. Species status of *D. intermedia* has been shown.

УДК 582.675.2 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 7

© А. Д. Михеев, С. А. Банкетов

ВИДЫ РОДА *EPIMEDIUM* (*BERBERIDACEAE*) СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

A. D. MIKHEEV, S. A. BANKETOV. SPECIES OF THE GENUS *EPIMEDIUM* (*BERBERIDACEAE*) IN THE NORTHERN EURASIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Эколого-ботаническая станция
357506 Пятигорск
Тел./Факс (8793) 32-17-62
E-mail: stbot@yandex.ru
Поступила 15.08.2007

Приводится обзор видов рода *Epimedium*, произрастающих в Северной Евразии, с указанием типового материала, географического распространения.

Ключевые слова: *Epimedium*, Северная Евразия, географическое распространение, номенклатура, таксономия.

Род *Epimedium* L. является сложным и слабо изученным в систематическом отношении, что видно на материалах, изложенных в монографическом исследовании Стерна (Stearn, 2002). Нами предпринята попытка прояснить номенклатурные и таксономические вопросы по некоторым видам горянки, обитающим в Северной Евразии. Актуальность поставленной задачи определяется во многом практическими соображениями. Виды горянок широко используются в народной медицине восточных стран (Япония, Корея, Китай). По значимости в народной медицине Китая горянки стоят на втором месте после знаменитого женьшеня. Но если женьшень является общеукрепляющим средством, то популярность горянок определяется главным образом их действием на репродуктивную сферу.

Работа выполнена на основе изучения живых растений, собранных в природе, Гербария Ботанического института им. Комарова (БИН) РАН (LE), а также анализа флористической и таксономической литературы по данному роду.

Род *Epimedium* L. включает в себя 54 вида, распространенных в странах Северной Африки, Европы и Азии с центром разнообразия в Западном Китае (Stearn, 2002). В Северной Америке произрастает близкородственный род *Vancouveria.*

Современный ареал рода *Epimedium* разорван на две далеко отстоящие друг от друга области — восточную, включающую виды, произрастающие в Китае, Индии, Японии, Корее, на Дальнем Востоке России, и западную, с видами, распространенными в Европе, Малой Азии, Северной Африке и на Кавказе.

По мнению многих авторов, это древний реликтовый род, возникший в раннетретичное время в смешанных лесах Евразии и широко расселившийся в тепло-умеренных смешанных лесах из *Cedrus*, *Abies*, *Quercus*, *Fagus* и др. (Stearn, 2002). В результате планетарных климатических и орогенетических изменений он сильно сократил свой ареал, фигурирующий ныне как сильно фрагментированный, дизъюнктивный, с видами, сохранившимися лишь в рефугиумах.

В данной работе рассматриваются виды, произрастающие на территории Северной Евразии.

В пределах Северной Евразии встречается 6 видов горянок в Европе, на Кавказе и Дальнем Востоке.

Анализ материала показал, что популяции *Epimedium*, приводившиеся ранее для российского Дальнего Востока во многих литературных источниках, в том числе во Флоре СССР (Федченко, 1937), как и *E. koreanum* Nakai, на самом деле, принадлежат к *E. grandiflorum* Morr. и, возможно, к *E. macrosepalum* Stearn. (*E. koreanum* s. l.).

E. macrosepalum был описан W. T. Stearn в 1938 г. из Шкотовского р-на Приморского края по недостаточному материалу (сборы Десулави): из 9 экземпляров только один был с цветком (Десулави 3583, ст. Тигровая, 1927) и один с плодом (Десулави, 1049, бухта Преображения, 1927). Неудивительно, что Стерн ошибочно указывает, что цветки у *E. macrosepalum* желтоватого цвета, очевидно ориентируясь на цвет высушенного материала. В живом же виде они всегда имеют лиловую, фиолетовую или темно-розовую окраску. Позднее А. Шретером и Н. Присяжнюком было выявлено 15 новых местонахождений этого вида (между о-вом Петрова и пос. Красный Оленевод на Юго-восточных отрогах хр. Сихотэ-Алинь, 1967) (Шретер, 1970). Живой материал, присланный П. Г. Горовым с Дальнего Востока из достоверных мест произрастания как *E. koreanum* и *E. macrosepalum*, уже два года культивирующийся в Пятигорске, идентифицирован нами следующим образом. Образцы, собранные в Хасанском р-не (с. Кравцовка), соответствуют *E. grandiflorum*, а не *E. koreanum*. Ареал *E. grandiflorum* довольно обширный, он занимает почти всю Северную Корею, бóльшую часть Японии и Северо-Восточную часть Китая, граничащую с Кореей. Поэтому нет ничего необычного в том, что этот вид встречается и на соседней территории Приморского края. Оба вида относятся к секции *Macroceras* подрода *Epimedium*. Они хорошо различаются не только морфологически, но и биологией развития. Листья у *E. macrosepalum* зимующие, в то время как у *E. grandiflorum* они отмирают еще осенью. *E. koreanum* по строению цветка и листьев очень похож на *E. grandiflorum*, но отличается от него зимующими листьями. Если граница между *E. grandiflorum* и

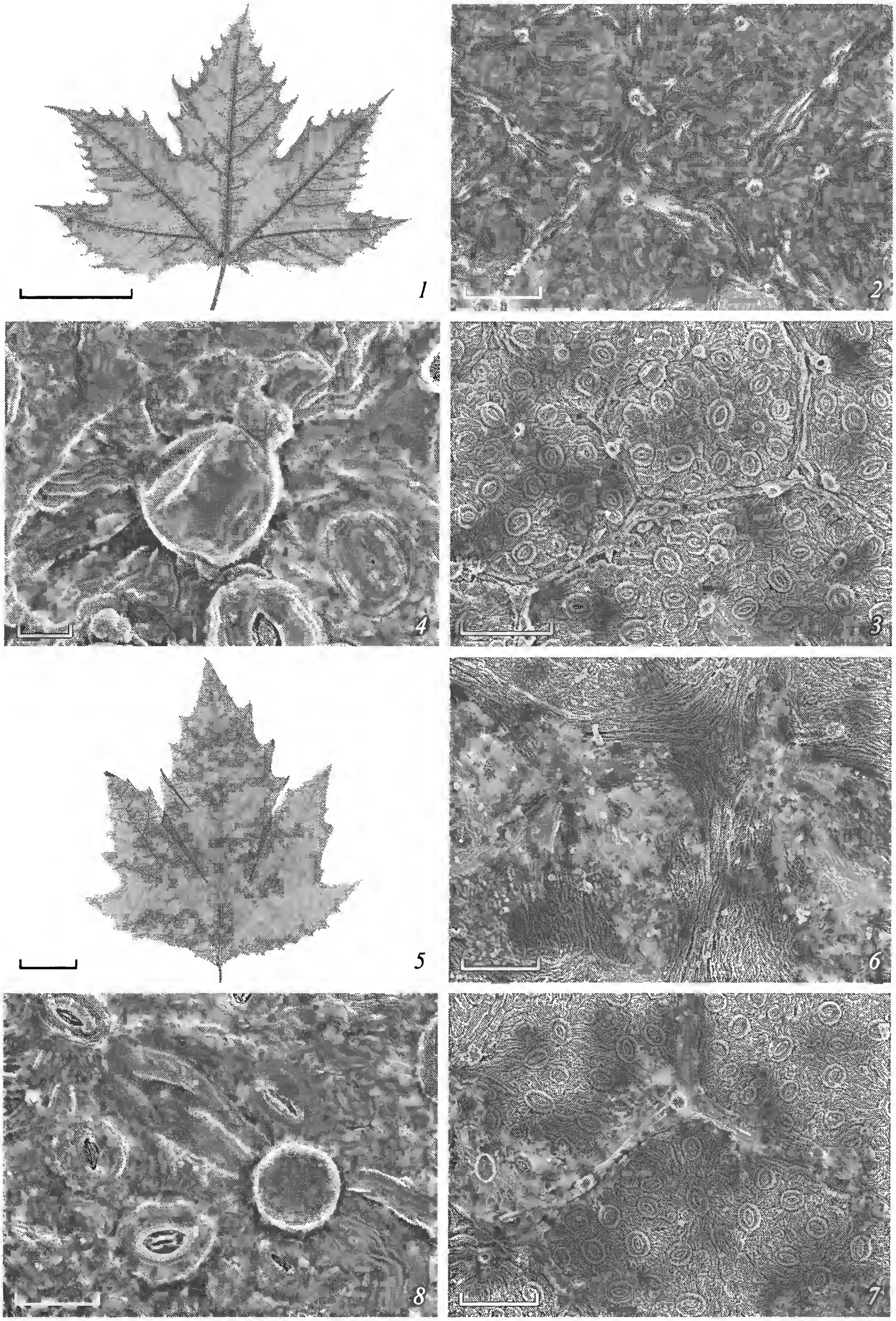


Таблица I. Кутикулярно-эпидермальные особенности листьев *Platanus acerifolia*.

1—*4* — лопастные листья (группа 1) с плотной, грубой текстурой, располагающиеся на вершине побегов в верхней части кроны: *1* — лист, *2* — верхняя поверхность листа, *3* — нижняя поверхность листа, *4* — железистый трихом на нижней поверхности листа. *5*—*8* — лопастные листья (группа 2) с нежной бумажистой текстурой, располагающиеся внутри кроны: *5* — лист, *6* — верхняя поверхность листа, *7* — нижняя поверхность листа, *8* — железистый трихом на нижней поверхности листа. Масштабные линейки: *1*, *5* — 3 см; *2*, *3*, *6*, *7* — 100 мкм; *8* — 30 мкм; *4* — 10 мкм.

К с. 985

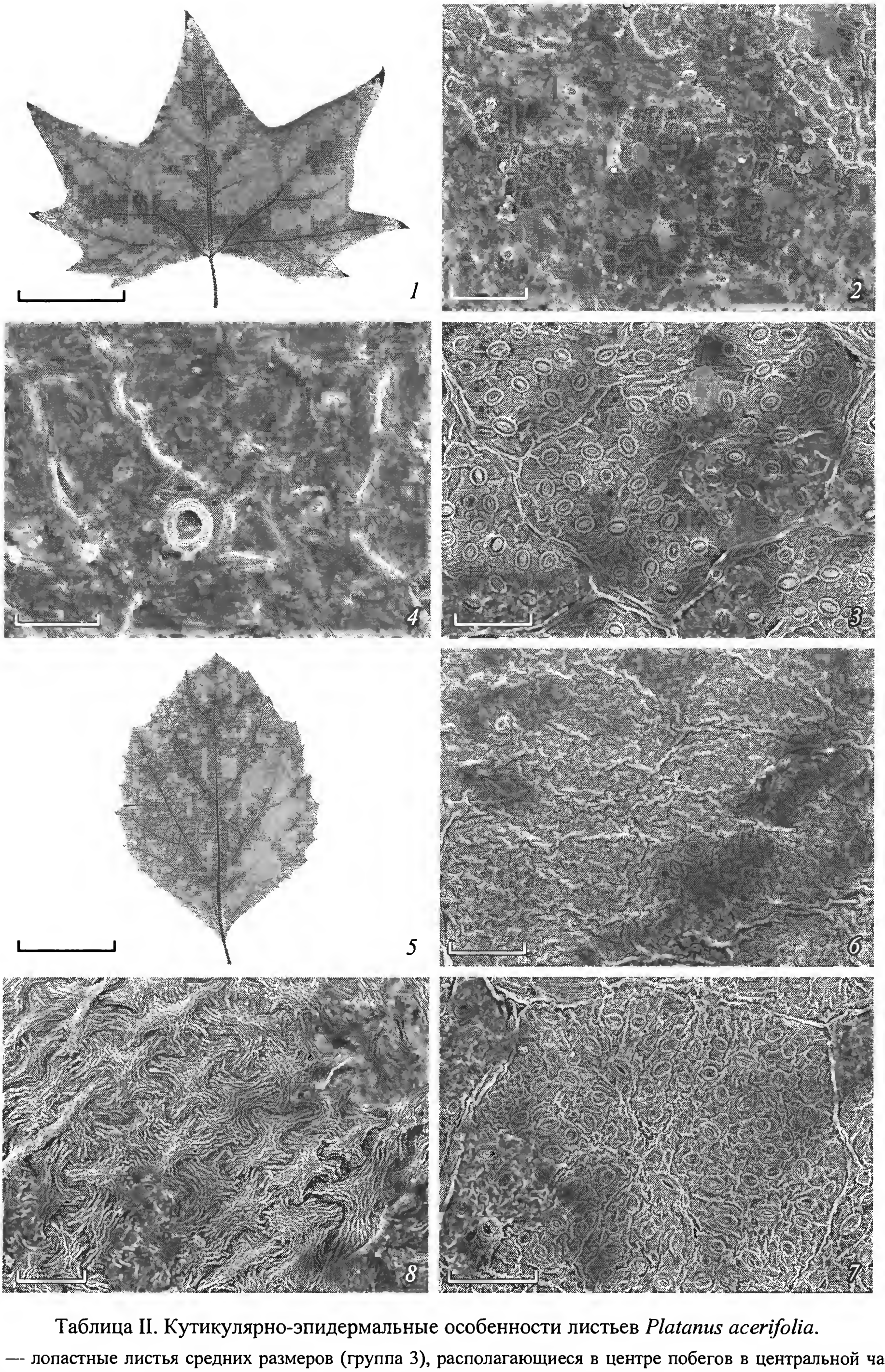
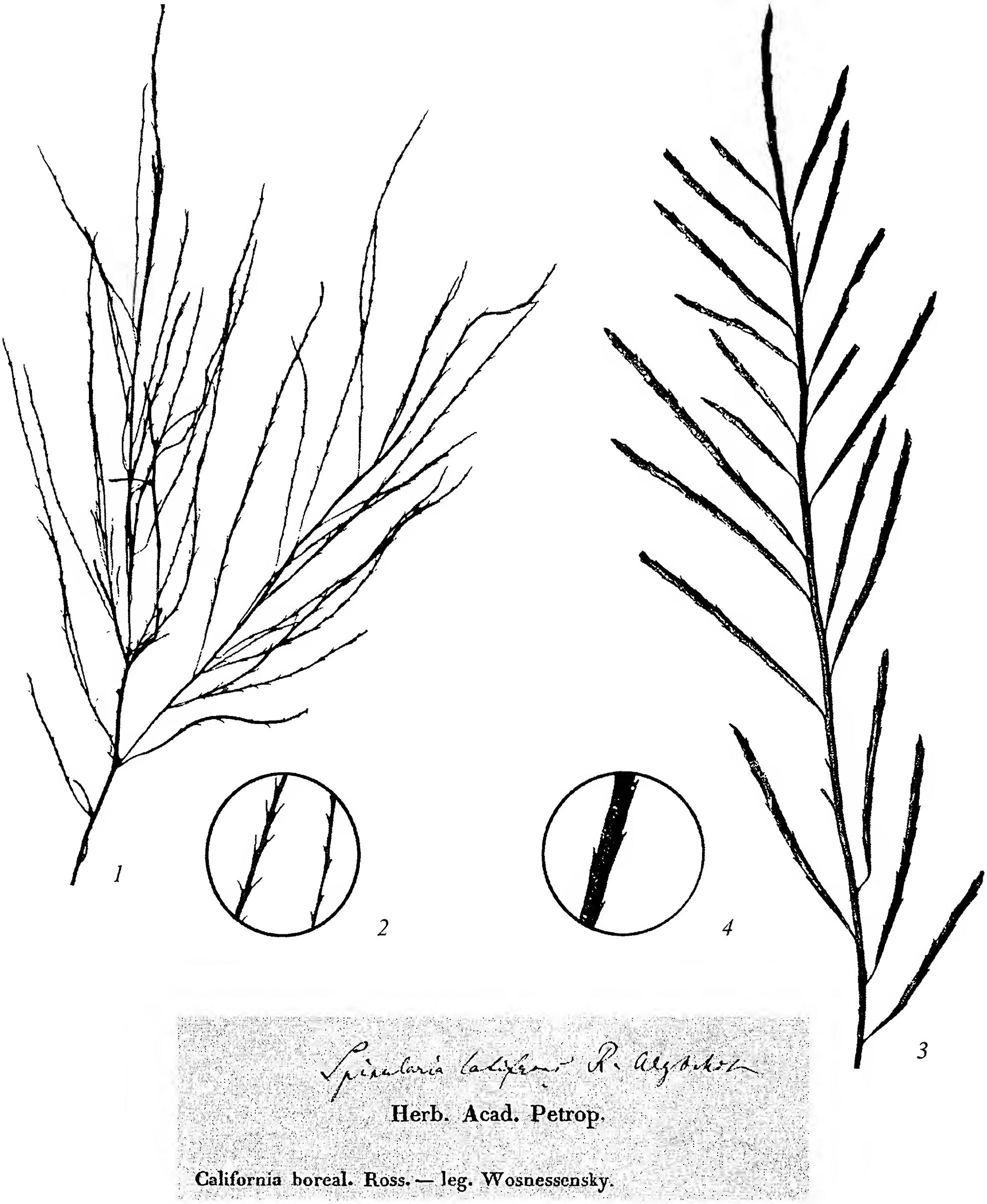


Таблица II. Кутикулярно-эпидермальные особенности листьев *Platanus acerifolia*.

1—4 — лопастные листья средних размеров (группа 3), располагающиеся в центре побегов в центральной части кроны: *1* — лист, *2* — верхняя поверхность листа, *3* — нижняя поверхность листа, *4* — основание канделябровидного трихома на верхней поверхности листа. *5—8* — цельные листья (группа 4), располагающиеся в глубине кроны: *5* — лист; *6* — верхняя поверхность листа, видны редкие устьица; *7* — нижняя поверхность листа; *8* — мелкая складчатость кутикулы верхней поверхности листа. Масштабные линейки: *1*, *5* — 3 см; *2*, *3*, *6*, *7* — 100 мкм; *4*, *8* — 30 мкм.



Spinularia latifrons R. Alg. Ochot.

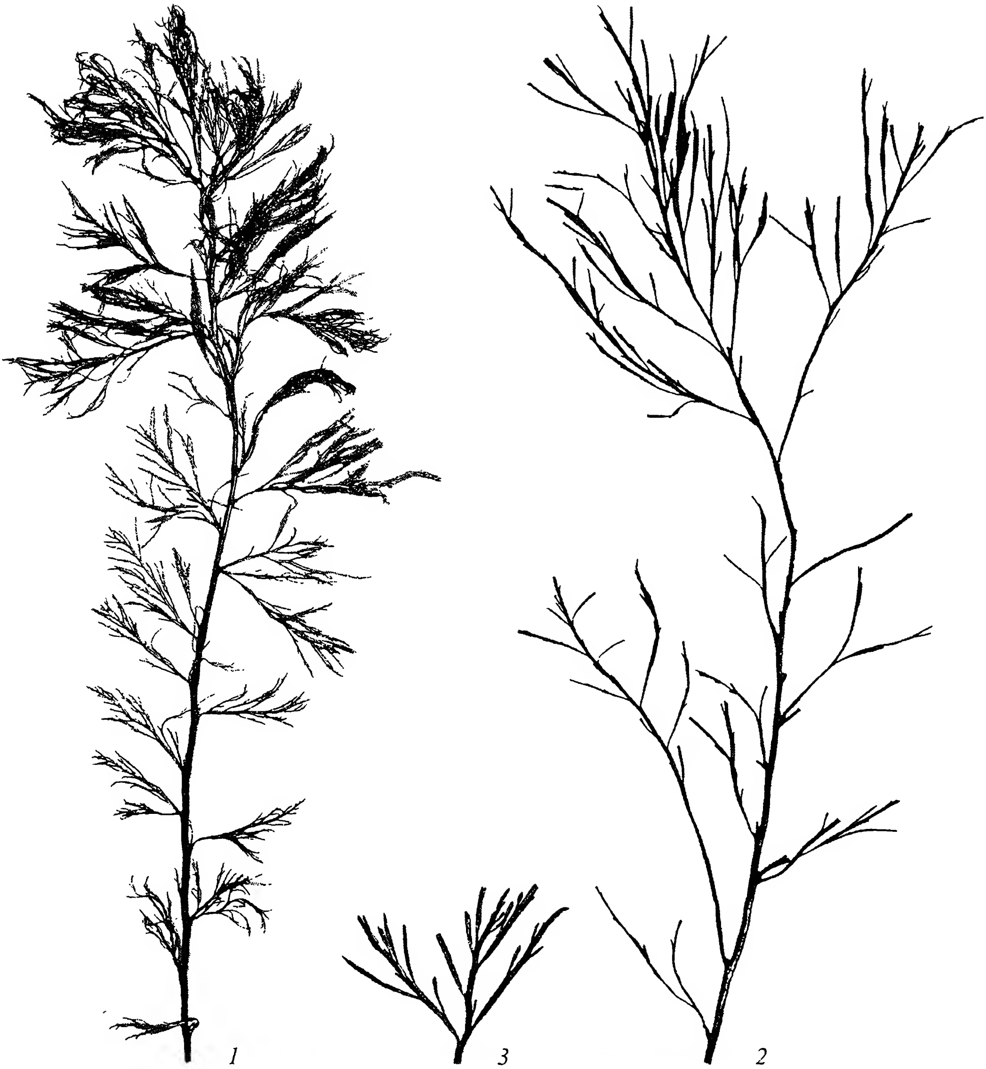
Herb. Acad. Petrop.

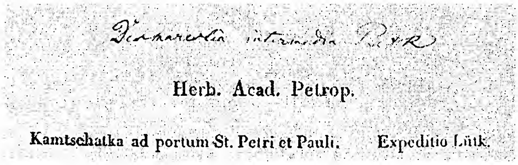
California boreal. Ross. — leg. Wosnessensky.

Таблица I.

1, *2* — *Desmarestia aculeata* из Японского моря (Татарский пролив, мыс Гладкий), фрагменты (*2* — увеличенный фрагмент ветви); *3*, *4* — *D. latifrons*, фрагменты типового образца *Spinularia latifrons* Ruprecht (*4* — увеличенный фрагмент ветви).

К с. 1117




Desmarestia intermedia Rpr

Herb. Acad. Petrop.

Kamtschatka ad portum St. Petri et Pauli. Expeditio Lütk.

Таблица II. *Desmarestia intermedia*, фрагменты.

1 — Командорские острова, о-в Беринга, литоральная лужа; *2* — лектотип вида; *3* — *forma latior* с Курильских островов (о-в Уруп, сб. И. Г. Вознесенский, 1844 г.).

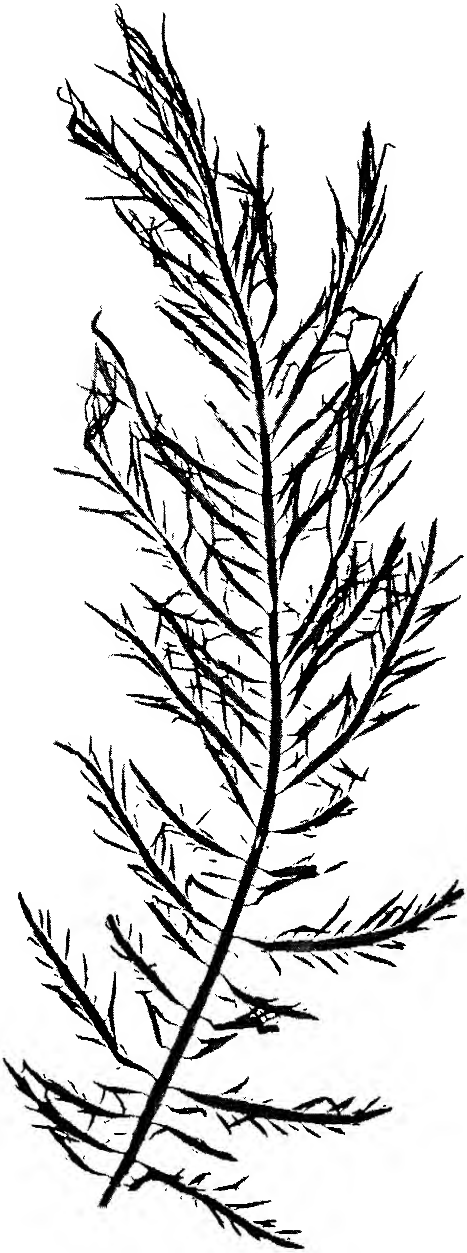


Таблица III. *Desmarestia ligulata* с о-ва Кунашир, Курильские острова, фрагмент.

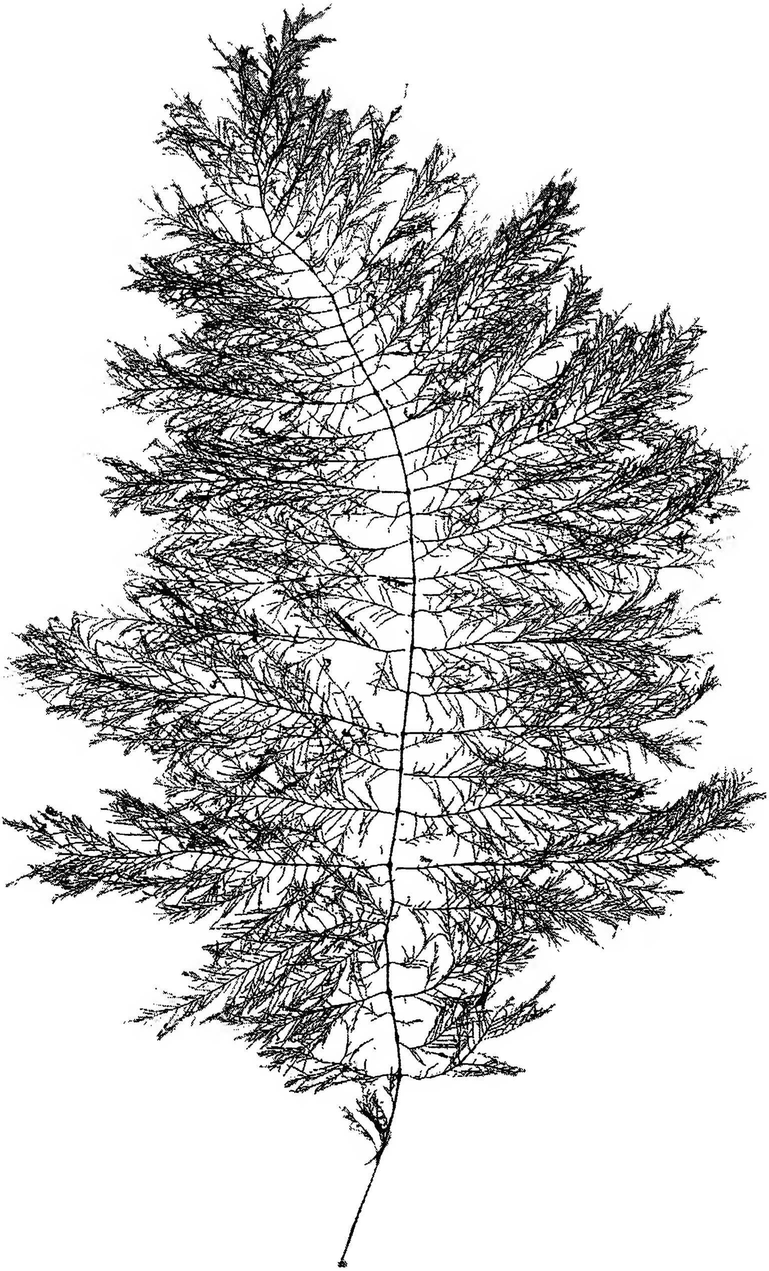
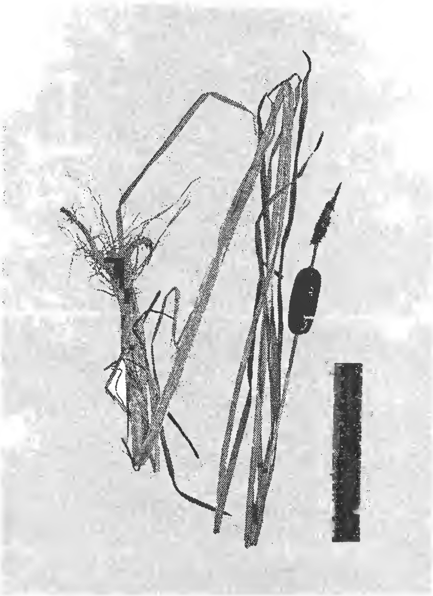
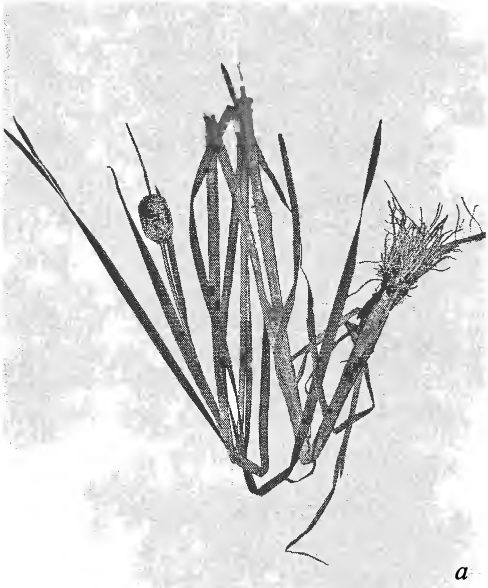
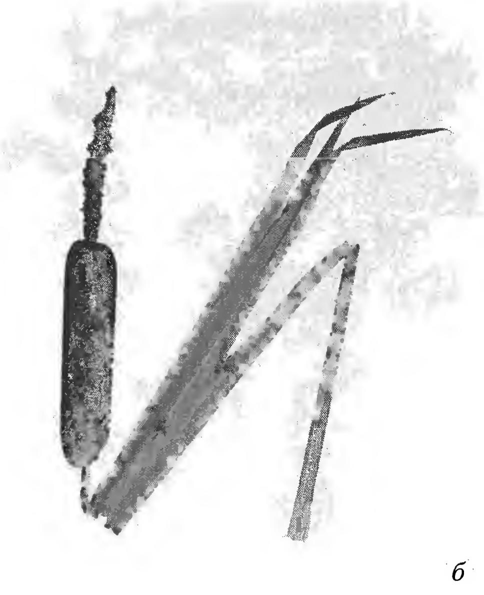


Таблица IV. *Desmarestia ligulata* из Японского моря (залив Посьета, мыс Чурхадо), внешний вид.

Таблица I. Голотип *Typha incana* Kapitonova et Dyukina.







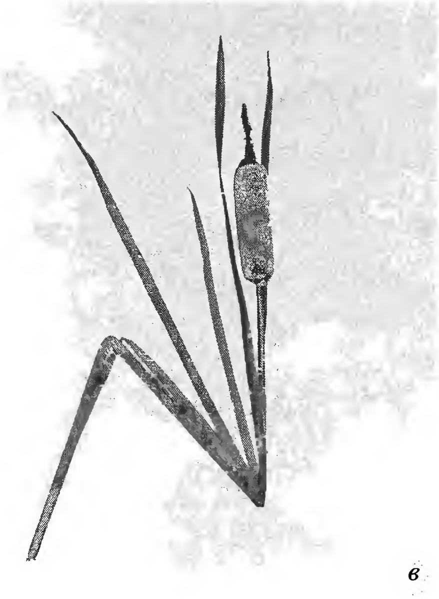


Таблица II. Вариации формы, размеров и окраски репродуктивных побегов *Typha incana* (*а*—*в*).

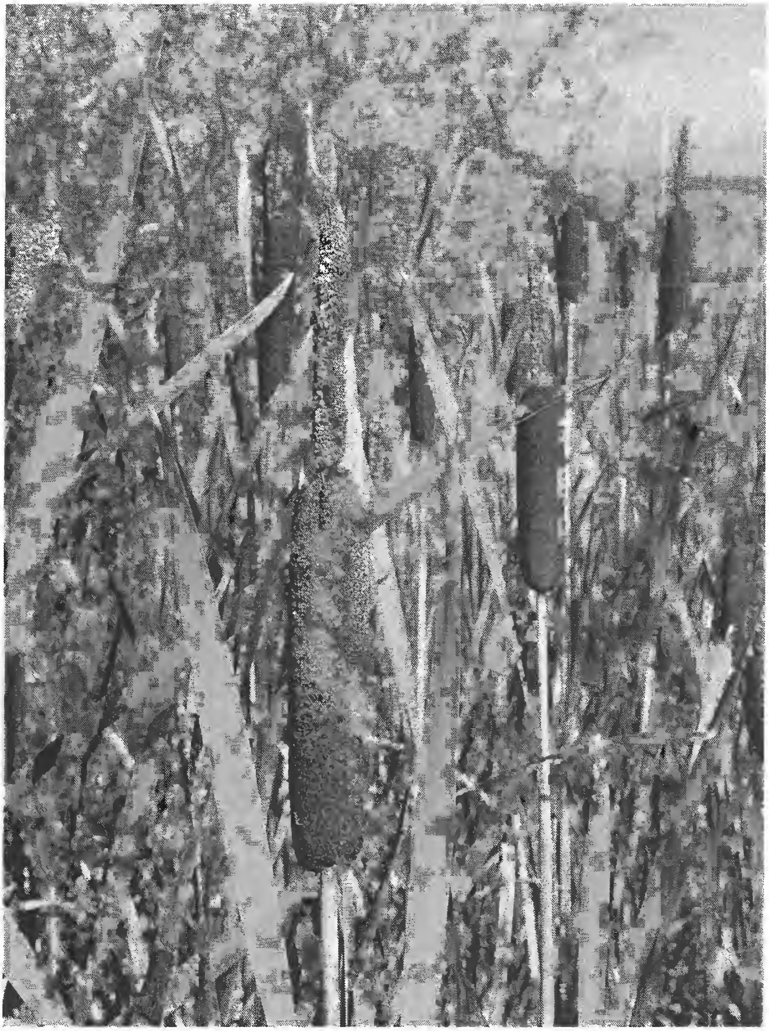


Таблица III. Общий вид зарослей *Typha incana*.

личается от него зимующими листьями. Если граница между *E. grandiflorum* и *E. koreanum* ясна, то в различении *E. macrosepalum* и *E. koreanum* остается неясность. Растения, присланные П. Г. Горовым из Партизанского р-на (ст. Тигровая), соответствуют описанию *E. macrosepalum* (loc. cl.). По мнению же С. С. Харкевича (1987), *E. macrosepalum* является синонимом *E. koreanum*. Он считает, что указанные для него признаки находятся в пределах морфологической изменчивости, свойственной последнему виду. Полагаем, однако, что совсем сбрасывать со счетов отличительные признаки *E. macrosepalum*, указанные Стерном, нет оснований.

Эвксинский вид *E. colchicum* и его ближайший родственник гирканский *E. pinnatum* Fisch. составляют подрод *Rhizophyllum*. Они очень похожи и отличаются незначительно друг от друга. Некоторые авторы (Boissier, 1867; Буш, 1903; Федченко, 1937; Stearn, 2002, и др.) принимают *E. colchicum* как подвид или даже как разновидность *E. pinnatum* s. l. По нашему мнению, ясность в отношении этих таксонов может быть получена только после дополнительных экспериментальных исследований.

В трактовке описанного с Западного Кавказа (район Сочи) *E. circinnatocucululatum* Sosn. (=*E. pinnatum* subsp. *circinatum* Stearn.) мы присоединяемся к мнению С. К. Черепанова (1973). Популяции, произрастающие в районе Большого Сочи, характеризуются значительным варьированием признаков, в рамки которого вполне укладываются признаки *E. circinnatocuculatum* с желтыми шпорами извитой формы и зелеными пыльниками.

Все представители рода *Epimedium* — лесные гемикриптофиты и криптофиты, с горизонтально простирающимся корневищем, растущие под пологом широколиственных и хвойных лесов, а также среди зарослей кустарников.

Род *EPIMEDIUM* L. 1753, Sp. Pl.: 117; idem, 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 53

Лектотип: *E. alpinum* L. Черепанов, 1973, Свод дополнений...: 101.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ *EPIMEDIUM*

1. Цветонос безлистный, все листья прикорневые . . . . 5. *E. pinnatum* . . . 2

— Цветонос облиственный 3

2. Листья дважды-тройчатые, редко тройчатые; доли их яйцевидные с острой верхушкой. Внутренние чашелистики яйцевидно-ромбические, шпорец не более 1.5 мм дл., мешковидный, оранжевый . . . . 5a. *E. pinnatum*

— Листья тройчатые, очень редко дважды-тройчатые. Доли крупные широкояйцевидные, почти круглые с заостренной верхушкой. Внутренние чашелистики обратнояйцевидные, более узкие, чем у предыдущего вида; шпорец лепестков 2—3 мм дл. . . . . 5b. *E. colchicum*

3. Шпорец шиловидный, обычно намного длиннее, чем внутренний плоский чашелистик. Растения Дальнего Востока 4

— Шпорец в виде башмачка, короче, чем внутренний вогнутый чашелистик. Растения Европы, Аджарии и Сев. Турции 5

4. Листья отмирающие зимой . . . . 4. *E. grandiflorum*

— Листья зимующие . . . . 4. *E. koreanum*

5. Корневище удлиненное. Соцветие короче прилегающего стеблевого листа, внутренние чашелистики темно-красные . . . . 1. *E. alpinum*

— Корневище укороченное. Соцветие превышает стеблевой лист. Внутренние чашелистики бледно-красные . . . . 2. *E. pubigerum*.

Подрод 1. *EPIMEDIUM*

Тип: *E. alpinum* L.

Секция 1. *Epimedium*.

Тип: *E. alpinum* L.

1. *E. alpinum* L. 1753, Sp. Pl.: 117.

Описан из Европы: «In Alpinum Euganeorum, Ligurinorum, Pontebarum umbrosis» по культивируемому экз. Лектотип: Herb. Clifford.: 37, Epimedium 1 (BM) (Chamberlain, 1993).

В предгорьях от Северной и Центральной Италии до Австрии и Албании. Географический тип: южно-европейский.

2. *E. pubigerum* (DC.) Morr. et Decne. 1834, Ann. Sc. Nat. Ser. 2, II : 354. — *E. alpinum* var. *pubigerum* DC. 1821, Syst. Nat. 28 : 2.

Описан из Турции близ Стамбула. Тип: «Circa Constantinopolim collegit cl. Olivier» (DC. loc. cit.) (G.).

Юго-восточная Европа, Турция, Аджария. Географический тип: малоазийско-эвксинский.

Sect. 2. *Macroceras* Morr. et Decne. 1834, Ann. Sci. Nat. (Paris), ser. 2, 2 : 349

Тип: *E. grandiflorum* Morr.

3. *E. grandiflorum* Morr. 1834 (Sept.), L'Horticult. Belge, 2 : 141, tab. 35 A. — *E. violaceum* C. Morren, 1834 (Sept.), L'Horticult. Belge, 2 : 142, tab. 35 B. — *E. macranthum* Morr. & Decne, 1834 (Dec.), Ann. Sci. Nat. Bot. ser. 2, II : 352, tab. 13. — *E. koreanum* auct. non Nakai, 1936; Федченко, 1937, Фл. СССР, 7 : 544, excl. pl. Ussur.

Описан по культивируемому экземпляру из материала, завезенного Зибольдом в ботанические сады Европы из Японии. Тип: Icon.: cit. tab. 35 A.

Россия (Приморский край, Хасанский р-н, с. Кравцовка), Япония (Кюсю, Сикоку, Хонсю и Хоккайдо), Северо-Восточный Китай, Северная Корея. В лесах, местами обильно. Географический тип: японо-корейский.

4. *E. koreanum* Nakai, aggr.

4a. *E. macrosepalum* Stearn, 1938, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 51 : 485, pl. 26. — *E. macrosepalum* auct. non Morr. et Decne, 1834: Комаров, 1908, Введение к флорам Китая и Монголии. — *E. koreanum* auct. non Nakai, 1936: Федченко, 1937, Фл. СССР, 7 : 544, p. p., quoad pl. Ussur.; Харкевич, 1987, Сосудистые растения Советского Дальнего Востока, 2 : 34.

Описан из Приморского края по материалам, собранным Десулави. Тип: «Primор., бас. р. Сучан, ст. Тигровая. Десулави, 3583 (Holotypus — LE!)».

Эндемик. Встречается лишь на небольшой по площади территории Приморья юго-восточнее хр. Сихотэ-Алинь. Спорадически, но местами обильно в светлых дубовых лесах, по пологим склонам. Географический тип: маньчжурский.

Подрод 2. *RHIZOPHYLLUM* (Fisch. et C. A. Mey.) Stearn, 2002

The genus *Epimedium* and other herbaceous *Berberidaceae*. Botanical Magazine Monograph: 164.

Тип: *E. pinnatum* Fisch.

5. *E. pinnatum* Fisch., aggr.

5a. *E. pinnatum* Fisch. 1821, DC. Syst. Nat. 2 : 29. — *E. pteroceras* Morr. 1845, Ann. Soc. Gand. 1 : 145, tab. 14. — *E. sieboldianum* G. Koidzumi, 1930, Bot. Mag. Tokyo, 44 : 95. — *E. originarium* Stearn, 2002, nom. superfl.

Описан из Северного Ирана. Тип: «...in prov. Persiae Gilan lecta a cl. Hablizl. Hb. Pallasii» Fisher, 1819. (G).

Северный Иран, Азербайджан (Талыш). Географический тип: гирканский.

5б. *E. colchicum* (Boiss.) Trautv. 1884, Increm. fl. ross., A. H. P. 8 : 65. — *E. pinnatum* var. *colchicum* Boiss. 1867, Fl. Or. 1 : 102. — *E. pinnatum* subsp. *colchicum* (Boiss) Busch, 1903, Fl. Cauc. Crit. 3 : 209. — *E. circinato-cucullatum* Sosn. 1922—1923. Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер., 1 : 75. — *E. pinnatum* subsp. *circinatum* Stearn. 1938, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 51 : 486.

Описан из Зап. Закавказья. Тип: «in Caucasus Occid. Nordmann». Holo — G, iso — LE!

Побережье Черного моря: в России от Туапсе до Адлера, в Абхазии, Аджарии, Северо-восточной Турции (Лазистан). Географический тип: эвксинский.

Благодарности

В заключение выражаем искреннюю признательность П. Г. Горовому за присылку живого материала из районов российского Дальнего Востока.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буш Н. А. *Epimedium* (Tourn.) // Материалы для флоры Кавказа. Юрьев, 1903. Ч. 3. Вып. 3. С. 207—209.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа, изд. 2. М.; Л., 1950. Т. 4. С. 79—80.

Федченко Б. А. Род Эпимедиум или Горянка — *Epimedium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 542—544.

Харкевич С. С. Горянка — *Epimedium* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 34.

Черепанов С. К. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л., 1983. С. 101—102.

Шретер А. И. *Epimedium macrosepalum* Stearn // Список растений гербария Флоры СССР. Л., 1970. Т. 18. С. 68.

Boissier E. Flora orientalis. 1867. Vol. 1. P. 102.

Stearn W. T. *Epimedium* and *Vancouveria* (*Berberidaceae*) // Journ. Linn. Soc. London (Bot.). 1938. Vol. 51. P. 409—535.

Stearn W. T. The genus *Epimedium* and other herbaceous *Berberidaceae*. Botanical Magazine Monograph. 2002. 202 p.

SUMMARY

The review of the genus *Epimedium* L. with 6 wild species of the Northern Eurasia is given. The type material and geographical distribution of the species are cited. The study is based on the herbarium materials of LE and the cultivation of all the species in Pyatigorsk Ecological-Botanical Station of the Komarov Botanical Institute.

УДК 581.9 (045)

© О. А. Капитонова, Г. Р. Дюкина

НОВЫЙ ВИД *TYPHA* (*TYPHACEAE*) ИЗ УДМУРТИИ

O. A. KAPITONOVA, G. R. DYUKINA.

A NEW SPECIES OF THE GENUS *TYPHA* (*TYPHACEAE*) FROM UDMURTIA

Удмуртский государственный университет
426034 Ижевск, ул. Университетская, 1
E-mail: kapoa@uni.udm.ru

Поступила 02.05.2007
Окончательный вариант получен 10.01.2008

Приводится описание нового вида рогоза *Typha incana* (*Typhaceae*) с территории Удмуртской Республики.

Ключевые слова: *Typha*, *Typhaceae*, новый вид, Удмуртская Республика.

В ходе изучения рогозов на территории Вятско-Камского края мы обратили внимание на необычные растения, резко контрастировавшие с другими представителями рода *Typha* L. своим пепельно-серым до почти белого цветом зрелого початка, габитуально напоминавшие растения *T. shuttleworthii* W. D. J. Koch et Sond., но отличавшиеся от них более длинными тычиночными частями соцветий и небольшим промежутком между женской и мужской частями соцветий. Линейные размеры последнего признака сильно варьировали в пределах одной популяции, так же как и цветовые вариации женской части соцветия. Впоследствии растения с такими же морфологическими характеристиками были встречены нами на территории Тюменской обл. Отсутствие в последних литературных сводках по таксономическому разнообразию рода *Typha* (Краснова, 1999; Мавродиев, 1999) сведений о рогозах с подобным набором признаков привело нас к заключению, что изученные нами растения принадлежат к новому для науки виду, описание которого приводим ниже.

Typha incana Kapitonova et Dyukina sp. nov. — Planta riparia perennis ad 1.5 (2.0) m alta. Folia caulorum reproductivorum in numero 7—9, viridia vel laete viridia (7) 8—12 (15) mm lata. Pars feminea inflorescentiae (3) 5—12 (15) cm longa, (2) 2.5—3.0 (3.5) cm lata, oblongo-fusiformis vel cylindrica. Inflorescentiae femineae novellae laete virides, maturitate adumbrationem albicantes, cinereae vel subalbae accipit propter pilos perigoniales in superficie inflorescentiae excedentes. Bracteae absunt, stigma lanceolatum ad rhomboidale, fuscum, ad autumnum permanens. Pars mascula parti femineae longitudine aequat, huic arcte adjacet aut 1.0—2.0 (2.5) cm distat. Grana pollinica tetrada praebent. Fl. VI. Fr. VII—VIII (fig. 1).

Typus: Respublica Udmurtiae, margo orientalis oppidi Kambarca, 1 km ad orientem ab statione viae ferreae, lacuna secundum tramitem. 28 VII 2006. O. A. Kapitonova, G. R. Dyukina (LE, iso; UDU).

Paratypi: 1) Ibidem, 1 VII 2006. O. A. Kapitonova; 2) Respublica Udmurtiae, districtus Glasoviensis, pagus Kaczkashur, aqua tenuis stagni in amniculo Kaczkashurca et fossae viariae, 19 VII 2005. O. A. Kapitonova; 3) Regio Tyumensis, districtus Uvatensis, 10 km ad boreali-orientem ab pago Ishczik, fodina arenaria. 21 VIII 2006. G. R. Dyukina.

Affinitas. A *T. latifolia* L. — foliis angustioribus viridibus vel laete viridibus distinguitus, parte feminea fructificatione albicanti vel cinerea, oblongo-fusiformi, a parte mascula interstitio parvo (ad 2.5 cm), a *T. intermedia* Schur — tempore fructificationis colore spadicum femineorum, polline cuius major pars sterilis, a *T. shuttleworthii* W. D. J. Koch et Sond. — parte mascula longiore, longitude parti femineae circiter aequali, a *T.* × *smirnovii* E. Mavrodijev — polline tetradibus repraesentato, adumbratione albicanti spadicum femineorum tempore fructificationis, parte mascula breviore longitudine parti femineae pro more aequali differt.

Area geographica et oecologia: Pars orientalis regions Europaeae Russiae et Siberia Occidentalis in locis austro-taigensibus et subtaigensibus, habitat in locis humidis et aquaticis, pro more secundariis, in profunditate ad 30—40 cm.

Многолетнее прибрежно-водное растение до 1.5 (2.0) м выс. Листья репродуктивного побега в количестве 7—9, зеленые или светло-зеленые. Живые срединные листья (7) 8—12 (15) мм шир., равны стеблю или несколько превышают его высоту, в сухом состоянии (в гербарии) листья значительно у́же — до (4) 5—10 (11) мм шир. Пестичная часть соцветия (3) 5—12 (15) см дл. и (2) 2.5—3.0 (3.5) см шир., продолговато-веретеновидной (оттянутой к обоим концам) или цилиндрической формы. Молодые соцветия светло-зеленого, в период цветения — бурого или коричневого цвета, ко времени созревания плодов (третья декада июля—август) приобретают характерный белесый, пепельный до почти белого оттенок (табл. I) за счет выступающих на поверхности соцветия околоцветных волосков, которые на 1—1.5 мм длиннее рылец или равны им. Рыльце ланцетное до ромбического, бурое, сохраняющееся до осени. Базальные участки отдельных колосков женской части соцветия длиннее 1 мм (до 2 мм), прицветники отсутствуют. На верхушках отдельных женских колосков имеется обычно 2 карподия. Тычиночная часть соцветия примерно равна длине пестичной части, плотно к ней примыкает или же между ними имеется небольшой промежуток до 1.0—2.0 (2.5) см. Пыльцевые зерна собраны в тетрады, часть пыльцы является стерильной. Цветение происходит в июне, плоды созревают в конце июля—в августе.

Тип: Удмуртская Республика, восточная окраина г. Камбарка, в 1 км к востоку от ж.-д. вокзала, лужа вдоль проселочной дороги. 28 VII 2006. О. А. Капитонова, Г. Р. Дюкина (LE, iso; UDU).

Паратипы: 1) там же, 1 VII 2006, О. А. Капитонова; 2) Удмуртская Республика, Глазовский р-н, пос. Качкашур, мелководье пруда на р. Качкашурке и придорожные канавы. 19 VII 2005. О. А. Капитонова; 3) Тюменская обл., Уватский р-н, в 10 км к северо-востоку от д. Ищик, песчаный карьер. 21 VIII 2006. Г. Р. Дюкина.

Родство. От *T. latifolia* L. отличается более узкими зелеными или светло-зелеными листьями, белесой или пепельной во время плодоношения пестичной частью соцветия продолговато-веретеновидной формы, отделенной от тычиночной части небольшим (до 2.5 см) промежутком, в целом более изящным габитусом, от *T. intermedia* Schur — цветом початков во время плодоношения, пыльцой, большая часть которой стерильна (у *T. intermedia* она полностью фертильна), от *T. shuttleworthii* W. D. J. Koch et Sond. — более длинной тычиночной частью соцветия, примерно равной по длине пестичной части (а не в 2 и более раз короче), от *T.* × *smirnovii* E. Mavrodijev — пыльцой, агрегированной в тетрады, белесым оттенком женских частей початков во время плодоношения, более короткой тычиночной частью соцветия, как правило равной по длине пестичной части початка (а не длиннее ее в 1.5 раза).

Ареал и экология: восток европейской части России и Западная Сибирь в пределах южно-таежных и подтаежных ландшафтов. Встречается по разнообразным влажным и обводненным, к концу лета часто обсыхающим, как правило, вторичным местообитаниям, на глубине до 30—40 см.

Диагностические признаки описываемого вида позволяют отнести его к типовой секции рода — sect. *Typha* (табл. II).

Описанный вид способен образовывать обширные заросли (табл. III), иногда произрастая совместно с рогозом широколистным и другими видами этого рода. Так, площадь зарослей *T. incana* в г. Камбарке на момент описания была оценена нами в 550 м^2, при этом сырая надземная биомасса растений этого вида в конце июля (при обилии 60—70 %) составляла в среднем 4223.9 г/м^2, воздушно-сухая — 1003.3, абсолютно-сухая — 855.9 г/м^2. Занимаемые данным видом биотопы во всех известных к настоящему времени местах его находок можно охарактеризовать как вторичные: придорожные канавы, мелководья прудов, карьеры. Сопутствующими видами сообществ с доминированием *T. incana* являются *Alisma plantago-aquatica* L., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *Juncus conglomeratus* L., а также гидрофиты *Lemna minor* L., *Elodea canadensis* Michx., *Ceratophyllum demersum* L., *Potamogeton berchtoldii* Fieb.

Относительно происхождения *T. incana* и его филогенетических связей пока еще много неясного. Эти вопросы требуют специального изучения. Однако стерильность значительной части пыльцы и широкий диапазон значений других морфологических признаков у изученных нами растений могут свидетельствовать, например, о гибридном генезисе данного вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Краснова А. Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. Рыбинск, 1999. 200 с.

Мавродиев Е. В. Морфолого-биологические особенности и изменчивость рогозов (*Typha* L.) России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 19 с.

SUMMARY

The description of a new species of the genus *Typha* L. (*Typhaceae*) from Udmurtian Republic is presented.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© **В. М. Андреева, К. Л. Виноградова, Л. Н. Волошко**

АЛИЯ ФАТИХОВНА ЛУКНИЦКАЯ
(к 70-летию со дня рождения)

V. M. ANDREYEVA, K. L. VINOGRADOVA, L. N. VOLOSHKO.
ALIYA PHATIKHOVNA LUKNITSKAYA (ON THE 70-YEARS ANNIVERSARY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 06.03.2008

27 декабря 2007 г. исполнилось 70 лет старшему научному сотруднику Лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, кандидату биологических наук Алие Фатиховне Лукницкой.

Алия Фатиховна родилась в Ленинграде в семье известных биологов-ботаников: Фатиха Хафизовича Бахтеева и Евгении Михайловны Даревской. Отец был родом из Пензенской обл. После окончания Саратовского с/х. института он стал работать во Всесоюзном институте растениеводства (ВИР) под руководством Н. И. Вавилова. Мама, коренная петербурженка, занималась научной работой на кафедре генетики Ленинградского государственного университета. Руководителем ее диссертации был Г. Д. Карпеченко. В 1940 г. после ареста Н. И. Вавилова родителей А. Ф. лишили работы, не подвергнув дальнейшим репрессиям, очевидно, из-за начавшейся войны.

В 1941 г. семья Бахтеевых была эвакуирована в Поволжье. Однако больную и слабенькую Алю по рекомендации врачей оставили с бабушкой в Ленинграде, где она провела часть блокадного времени. Позднее семья соединилась под Москвой в Немчиновке, где отец А. Ф. работал в Институте зернового хозяйства. В 1948 г. Ф. Х. Бахтеев подвергся новым репрессиям. Он был уволен и должен был вместе с семьей выехать на о-в Сахалин. К счастью, эту ситуацию сумел исправить директор Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) П. А. Баранов, приняв Ф. Х. Бахтеева в 1949 г. на работу в институт. Вначале Ф. Х. был сотрудником Отдела геоботаники, а затем возглавил Ботанический музей БИН. Вся семья Алии Фатиховны до сих пор вспоминает П. А. Баранова самыми добрыми словами.

Вырастая в творческой атмосфере, А. Ф. не могла не заинтересоваться биологией. Тем не менее в школьные годы А. Ф. увлекалась балетом и занималась им почти профессионально во Дворце пионеров под руководством опытного педагога Т. Иордан. Однако окончательный выбор был сделан в пользу биологии.

В 1955 г. после окончания школы А. Ф. поступила на биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета (ЛГУ), избрав объектом своего изучения водоросли.

Летом 1960 г. А. Ф. в туристическом походе познакомилась с заядлым туристом, физиком В. А. Лукницким. Через год они поженились и каждый год во вре-

Рис. 1. А. Ф. Лукницкая.

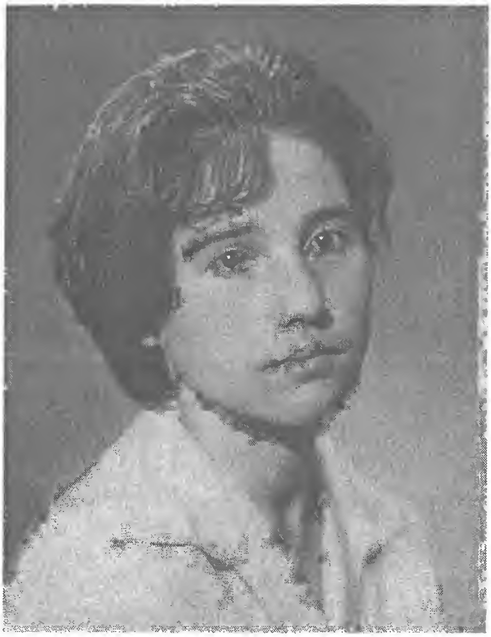
мя отпуска отправлялись путешествовать по стране, сначала вдвоем, а затем с сыном Кириллом и дочерью Надеждой.

Первый период научной деятельности А. Ф. Лукницкой (от диплома в ЛГУ и далее в стенах БИН АН СССР) был связан с экспериментальными исследованиями зеленых микроводорослей. На путь экспериментатора А. Ф. вступила будучи студенткой 4-го курса Кафедры низших растений ЛГУ. С выбором тематики ей помог проф. В. И. Полянский, а в дальнейшем, после смерти В. И., в руководстве дипломной работой А. Ф. принимал участие проф. БИН АН СССР В. Я. Александров.

Закончив в 1960 г. учебу, А. Ф. начала работать в Лаборатории альгологии БИН. Почти сразу же заведующий лабораторией проф. М. М. Голлербах привлек А. Ф. к коллективной работе над составлением отечественной библиографии по водорослям и справочного пособия «Водоросли. Сводный указатель».

В 1962 г. А. Ф. поступила в аспирантуру БИН. Тематика ее диссертации стала продолжением студенческих исследований, объектами которых были 2 вида зеленых водорослей из родов *Chlamydomonas* и *Chlorella*. Аспирантские годы под руководством профессора В. Я. Александрова и М. М. Голлербаха были успешными. В начале 1966 г. А. Ф. защитила кандидатскую диссертацию по теме «Исследование температурных адаптаций у некоторых пресноводных водорослей» и была зачислена в лабораторию альгологии БИН на должность младшего научного сотрудника.

Рис. 2. А. Ф. Лукницкая на начальном этапе научных исследований.



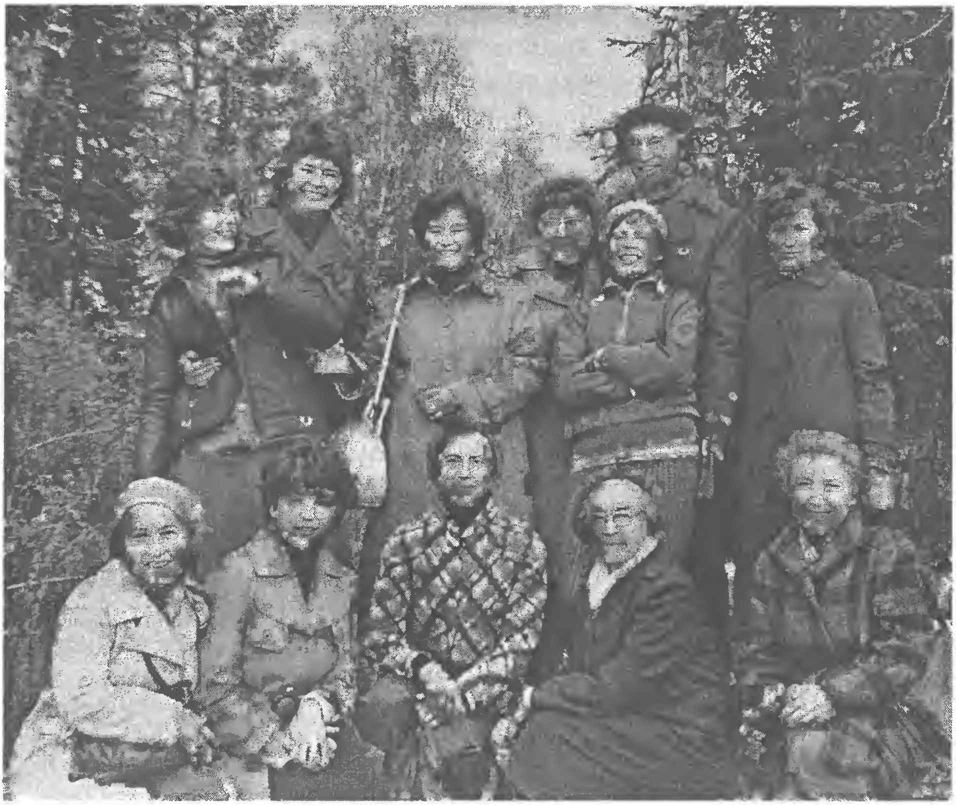


Рис. 3. Участники Всесоюзного симпозиума «Биологические проблемы Севера». Сыктывкар, 1981 г.

Слева направо, первый ряд: А. Ф. Лукницкая, аспирантка Э. А. Штиной, А. С. Стенина, Э. А. Штина, О. М. Паринкина; второй ряд: Т. И. Алексахина, К. А. Некрасова, И. И. Васильева, Е. А. Судакова, М. В. Гецен, М. М. Голлербах, Л. В. Кондакова.

Следующими объектами экспериментальных исследований А. Ф. стали десмидиевые водоросли. Вначале был выбран род *Closterium*, далее список родов был расширен.

Перед А. Ф. в связи с новыми и сложными для культивирования организмами встала задача — создать оптимальные условия роста десмидиевых в культуре, добиться индуцирования у них полового процесса и получения зигоспор, необходимых для точной идентификации этих водорослей. Для осуществления поставленной задачи А. Ф. освоила метод многофакторного эксперимента под руководством профессоров Московского государственного университета В. Д. Федорова и В. Н. Максимова.

В итоге А. Ф. создала коллекцию культур десмидиевых водорослей из родов *Closterium*, *Cosmarium*, *Cylindrocystis*, *Eurastrum*, *Micrasterias*, *Netrium* и *Pleurotaenium*. Сведения о перечисленных водорослях были включены в банк данных по микроводорослям, который был создан в конце 1980-х годов в Институте физиологии растений АН СССР (г. Москва) в рамках рабочей программы СЭВ. Кроме того, они были опубликованы в соответствующих сводных каталогах.

С конца 1980-х годов А. Ф. занялась флористическим изучением обширной группы конъюгат, вначале в водоемах СССР, а затем России. Ее исследованиями были охвачены водоемы северных территорий европейской и азиатской России, Дальнего Востока, Средней Азии и Украины. Она побывала в экспедициях на Чукотке, Таймырском п-ове Большеземельской тундры (г. Воркута), Полярном Урале, Дальнем Востоке, Украине, Казахстане и т. д. Основные результаты этих исследований были обобщены в виде конспекта флоры конъюгат севера России.

Последние годы основное внимание А. Ф. уделяет изучению десмидиевых водорослей особо охраняемых территорий Северо-Запада: Кольский п-ов, Ленинградская и Псковская области. В Ленинградской обл. были собраны и обработаны материалы в Нижне-Свирском заповеднике и ряде заказников (Березовые острова, Ляммиш-Суо и Озерное болото, Котельский, Чистый Мох, Юнтоловский, озера Мелководное и Раковые). Результаты исследований изложены в статьях, опубликованных в различных сборниках, а также в докладах на совещаниях и конференциях разного уровня и делегатских съездах ВБО и РБО.

С 2005 г. А. Ф. — руководитель и участник экспедиций по изучению водорослей в водоемах Национального парка «Себежский», расположенного в Псковской обл.

А. Ф. — составитель и один из редакторов второго тома «Красной книги природы Ленинградской области» (СПб., 2000 г.) и «Красной книги природы Санкт-Петербурга» (СПб., 2004 г.). А. Ф. — автор 70 научных публикаций.

В течение последних лет А. Ф. является секретарем секции альгологии Русского ботанического общества, неизменным организатором и участником систематически проводимых секцией и Лабораторией научных семинаров, совещаний и конференций.

А. Ф. очень доброжелательный, терпимый к людским слабостям, обязательный и организованный, всегда готовый прийти на помощь своим коллегам и друзьям человек. Совокупность таких качеств делают А. Ф. незаменимой в научно-организационной деятельности нашей лаборатории.

Мы от всей души желаем Алие Фатиховне доброго здоровья, новых творческих достижений, радости и благополучия, способности преодолевать любые жизненные невзгоды.

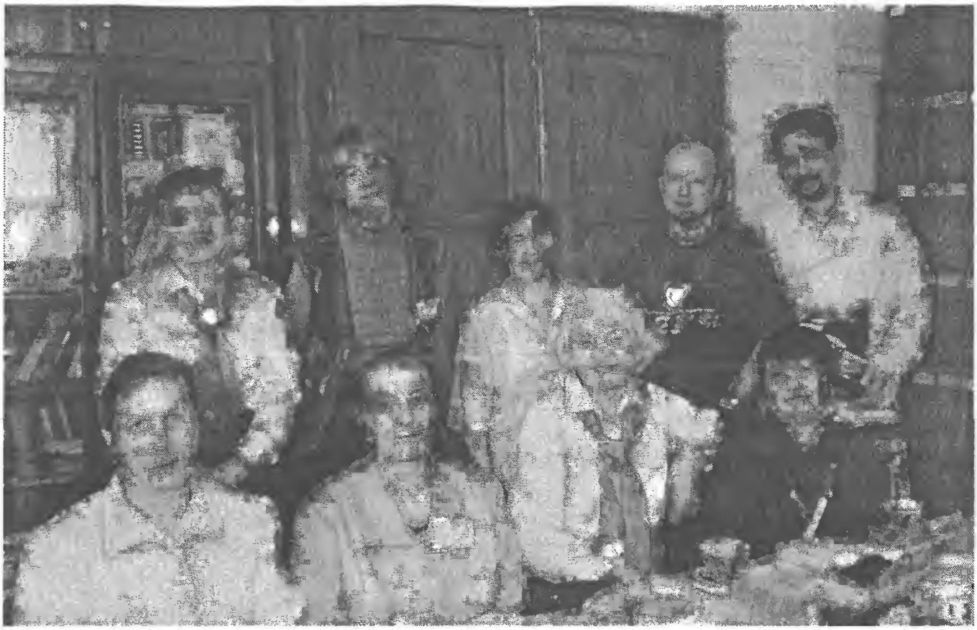


Рис. 4. На заседании альгологической сессии РБО, 1997 г.

Слева направо, сидят: В. М. Андреева, Н. И. Стрельникова, Л. А. Рундина, А. Ф. Лукницкая; стоят: М. В. Гецен, М. Ф. Дорохова, О. Н. Болдина, Ю. Б. Околодков, Р. М. Гогорев.

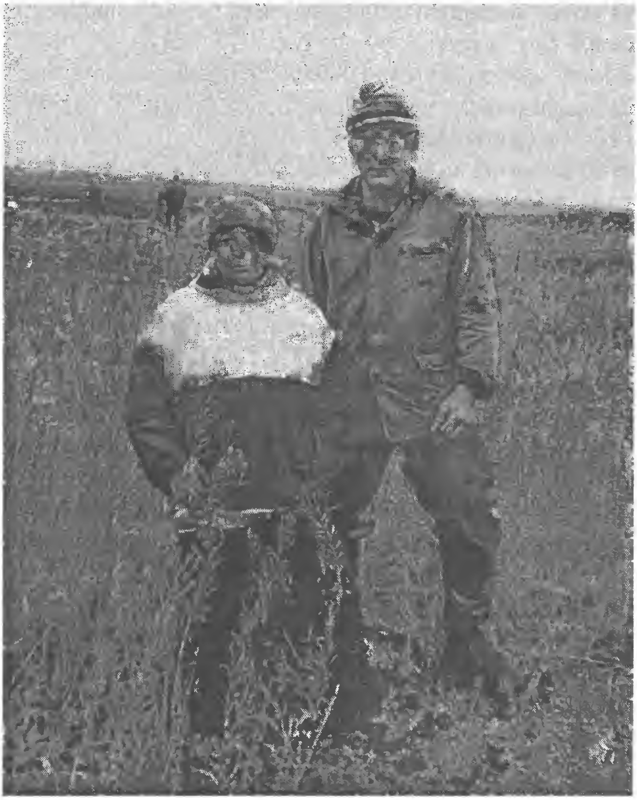


Рис. 5. А. Ф. Лукницкая и А. В. Калмыков. Воркутинская тундра, 2001 г.

1963. Влияние температуры содержания на теплоустойчивость некоторых водорослей // Цитология. Т. 5. № 2. С. 135—141.

1964. Изменение теплоустойчивости *Chlamydomonas eugametos* при содержании на холоду // Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.; Л.: Наука. С. 95—101.

Температурная адаптация клеток морских и пресноводных водорослей // Клетка и температура среды. М.; Л.: Наука. С. 115—119. (Совместно с М. И. Лютовой, И. Г. Завадской, Н. Л. Фельдман).

1965. Исследование температурных адаптаций у некоторых пресноводных водорослей // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 23 с.

1967. Способны ли хламидомонады к тепловой закалке? // Цитология. Т. 9. № 7. С. 800—803.

1969. Исследование температурных адаптаций у некоторых одноклеточных водорослей (Flagellata) // Тез. докл. III Междунар. конгр. протозоологов. Л. С. 41.

1971. Водоросли. Сводный указатель к отечественным библиографиям по водорослям за 1737—1960 гг. Л.: Наука. 623 с. (Совместно с В. М. Андреевой, К. Л. Виноградовой, А. Л. Жуковой и др.).

1972. Десмидиевые водоросли (*Desmidiales*) как объект морфологических исследований (обзор) // Бот. журн. Т. 57. № 5. С. 541—559.

1974. Опыт применения методов математического планирования эксперимента при культивировании десмидиевых водорослей // Тез. докл. V конф. по споровым растениям Средней Азии. Ашхабад. С. 226—227.

1975. Простой метод быстрого определения размеров и формы клеток у десмидиевых водорослей // Бот. журн. Т. 60. № 2. С. 217—218.

1976. Применение метода математического планирования эксперимента при культивировании десмидиевых водорослей // Бот. журн. Т. 61. № 4. С. 499—510. (Совместно с В. Н. Максимовым).

1978. Биологические и физиологические процессы конъюгации у десмидиевых водорослей и их значение в систематике этой группы // Тез. докл. VI съезда Всесоюзн. ботанического общества (ВБО). Кишинев. С. 325—326.

К вопросу о половом процессе у десмидиевых (пор. *Desmidiales*) // Бот. журн. Т. 63. № 7. С. 956—961.

Стимуляция репарации теплового повреждения у одноклеточной водоросли *Chlamydomonas eugametos* Moewus // ДАН СССР. Т. 243. № 1. С. 217—220. (Совместно с В. Я. Александровым).

1979. К методике выделения клональных культур десмидиевых водорослей (*Desmidiales*) // Бот. журн. Т. 64. № 6. С. 1137—1138. (Совместно с Г. М. Паламарь-Мордвинцевой).

1980. Опыт искусственного получения зигот у некоторых десмидиевых водорослей (*Chlorophyta*, *Desmidiales*) в лабораторных условиях // Там же. Т. 65. № 9. С. 1222—1225.

1983. О некоторых факторах, вызывающих процесс конъюгации у десмидиевых водорослей (*Chlorophyta*, *Desmidiales*) // Там же. Т. 68. № 4. С. 491—498.

Экспериментальное изучение процесса конъюгации у десмидиевых водорослей в связи с их систематикой // Тез. докл. V Делегатск. съезда Всесоюзн. ботанического общества (ВБО) (11—14 августа 1983). Донецк. Л.: Наука. С. 88.

1984. [Рец.]. Г. М. Паламарь-Мордвинцева. Десмидиевые водоросли Украинской ССР. Киев, 1982 // Бот. журн. Т. 69. № 12. С. 1710—1711.

1985. О некоторых видовых комплексах рода *Closterium* Nitzsch (*Chlorophyta*, *Desmidiales*) и их таксономическом значении // Новости систематики низших растений. Л. Т. 22. С. 86—96.

1986. Водоросли водоемов // Горные фитоценотические системы Субартики. Л.: Наука. С. 156—164. (Совместно с Н. Б. Балашовой).

Новые данные о редком для СССР виде *Euastrum spetsbergense* (Nordst.) Krieg. // Новости систематики низших растений. Л. Т. 23. С. 54—57.

1987. О систематическом положении *Spinoclosterium cuspidatum* (Bailey) Hirano // Там же. Т. 23. С. 43—49.

Применение таксономического анализа для разграничения сомнительных видовых и внутривидовых таксонов рода *Closterium* // Актуальные проблемы современной альгологии. Тез. докл. I Всесоюзн. конф. (23—25 сентября 1987 г.). Черкассы. С. 31.

1988. К вопросу о половом процессе у конъюгат // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. докл. VII Делегатск. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука. С. 120.

Коллекция культур зеленых водорослей Лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LABIK) // Коллекция микроводорослей в СССР. Пущино. С. 38—51. (Совместно с В. М. Андреевой).

1989. О редком явлении конъюгации у *Cylindrocystis brebissonii* Menegh. // Новости систематики низших растений. Л. Т. 26. С. 31—34.

[Рец.]. H. Croasdale, E. A. Flint. Flora of New Zealand: freshwater algae? *Chlorophyta*, Desmids. // Бот. журн. Т. 74. № 10. С. 1522—1523.

1990. Десмидиевые и мезотениевые водоросли болот особо охраняемых территорий Северо-Запада РСФСР // Заповедники СССР — их настоящее и будущее. Новгород. Ч. 2. С. 111—112.

О редкой водоросли *Mesotaenium chlamydosporum* De Bary (*Chlorophyta*, *Mesotaeniales*) // Новости систематики низших растений. Л. Т. 27. С. 7—9.

Role of sexual process in systematics of *Conjugatophyceae* // Biology and Taxonomy of Green Algae // Abstr. I Intern. Symp. (June 25—27, 1990). Smolenice, Czecho-Slovakia. P. 43.

1991. Альгофлора проектируемых заказников Ленинградской области — болота Низовское и Термоловские // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга. Тез. докл. XI Всесоюзн. полевой семинар по болотоведению. Л.: Наука. С. 50—52.

LABIK — коллекция культур зеленых водорослей Лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР // Каталог культур микроводорослей. М. С. 50—52. (Совместно с В. М. Андреевой).

Green algae collection of the Komarov Botanical Institute Academy of Sciences of URSS. Index of cultures in the microalgae collection in the USSR, Bulgaria. Czechoslovakia, Germany, Mongoli, Viet-Nam // Альгология. Т. 1. № 4. С. 83—107. (Совместно с В. М. Андреевой).

1992. Мезотениевые и десмидиевые водоросли (*Chlorophyta*, *Mesotaeniales*, *Desmidiales*) болот Карельского перешейка // Новости систематики низших растений. СПб. Т. 28. С. 16—20.

1993. Мезотениевые и десмидиевые водоросли (*Chlorophyta*, *Mesotaeniales*, *Desmidiales*) некоторых болот юго-восточной части Приладожья // Там же. Т. 29. С. 8—10.

О редком явлении конъюгации у некоторых видов рода *Closterium* Nitzsch (*Chlorophyta*, *Desmidiales*) // Споровые растения Крайнего Севера. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН. С. 26—30.

To the biology of Desmids: conjugation of three species of the genus *Closterium* Nitzsch // Biology and Taxonomy of Green Algae // Abstr. II Intern. Symp. Smolenice, Czecho-Slovakia. P. 44.

1995. Мезотениевые и десмидиевые водоросли (*Chlorophyta*, *Mesotaeniales*, *Desmidiales*) Нижнесвирского заповедника (Ленинградская область, Лодейнопольский район) // Новости систематики низших растений. СПб. Т. 30. С. 13—16.

Состояние изученности водорослей континентальных водоемов Крайнего Севера // Проблемы изучения биологического разнообразия водорослей, грибов и мохообразных Арктики. Тез. Междунар. конф. (12—16 декабря 1995 г.). СПб.: Наука. С. 9—10.

1996. Массовое развитие *Cosmarium quadrum* var. *minus* (*Chlorophyta*, *Desmidiales*) на побережье Финского залива // Бот. журн. Т. 81. № 1. С. 58—64.

Мхи, водоросли, лишайники Нижнесвирского заповедника // Флора и фауна заповедников. М.: Наука. Вып. 62. С. 16—20. (Совместно с Р. Н. Беляковой и О. Я. Чаплыгиной).

1997. Taxonomic analysis of some dubious species of the genus *Closterium* Nitzsch (*Chlorophyta*, *Desmidiales*) // Biology and Taxonomy of Green Algae // Abstr. II Intern. Symp. Smolenice, Czecho-Slovakia. P. 44.

1998. Водоросли как показатели состояния болотных экосистем Северо-Запада России // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тез. докл. II (X) съезда Русского ботанического общества (РБО) (26—29 мая 1998 г.). СПб.: БИН РАН. Т. 2. С. 106—107.

Мезотениевые и десмидиевые водоросли (*Chlorophyta*, *Mesotaeniales*, *Desmidiales*) континентальных водоемов Крайнего Севера // Бот. журн. Т. 83. № 12. С. 66—71.

1999. Альгофлора Санкт-Петербурга и Ленинградской обл. // Тр. СПб. О-ва естествоиспытателей. Сер. 6. Т. 2. 430 с. (Совместно с А. Б. Балашовой, Р. Н. Басовой, Л. В. Жаковой и др.).

Мезотениевые и десмидиевые водоросли (*Chlorophyta*, *Mesotaeniales*, *Desmidiales*) северо-восточной части Большеземельской тундры (район г. Воркута) // Новости систематики низших растений. СПб. Т. 33. С. 24—27.

Мезотениевые и десмидиевые водоросли (*Chlorophyta*, *Mesotaeniales*, *Desmidiales*) окрестностей Кукуньских ключей (Чукотский полуостров). Там же. С. 27—30.

2000. Первые итоги комплексных исследований на промплощадке закрытой шахты «Юнь-Яга» и прилегающей территории ненарушенной тундры в целях организации биологического мониторинга // Эколого-экономические и социальные проблемы Воркутинского промышленного района. Воркута—Сыктывкар. С. 80—110. (Совместно с М. В. Гецен, А. С. Стениной, Е. Н. Патовой и др.).

Chlorophyta, *Desmidiaceae* и *Mesotaeniaceae* (очерки) // Красная Книга Ленинградской области. Т. 2. Гл. 4. СПб.: Мир и Семья. С. 400—409.

2001. Зеленые водоросли (конъюгаты) некоторых водоемов южной части полуострова Ямал // Новости систематики низших растений. СПб. Т. 34. С. 30—34.

Конъюгаты (*Chlorophyta*, *Zygnematophyceae*) окрестностей г. Кировска (Хибины, Кольский п-ов) // Там же. Т. 35. С. 12—16.

Редкие и интересные десмидиевые водоросли из континентальных водоемов Севера России // Проблемы сохранения биоразнообразия в наземных и морских экосистемах Севера. Апатиты. С. 25—26.

2002. О деятельности альгологической секции РБО (за период с января 1998 г. по апрель 2001 г.) // Бот. журн. Т. 87. № 1. С. 153—155.

2003. Водоросли водоемов курорта «Старая Русса» // Природа курорта «Старая Русса». Великий Новгород. С. 17—21. (Совместно с Р. Н. Беляковой и Р. М. Гогоревым).

II Всерос. альгологическая конференция (22—25 октября 2002 г., Санкт-Петербург) // Бот. журн. Т. 88. № 7. С. 160—162.

Некоторые аспекты географии десмидиевых водорослей (применительно к флоре десмидиевых Севера России) // Ботанические исследования в Азиатской России. Матер. XI съезда Русского ботанического общества (18—22 августа, 2003 г.). Т. 1. Барнаул. С. 123—124.

Разнообразие мезотениевых и десмидиевых водорослей (*Chlorophyta*, *Zygnematophyceae*) в экосистемах Европейского Севера // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Тез. докл. III Междунар. конф. по мезотениевым и десмидиевым водорослям (*Chlorophyta*, *Zygnematophyceae*) в экосистемах Европейского Севера. Сыктывкар. С. 52.

Diversity of mesotenial and desmidial algae (*Chlorophyta*, *Zygnematophyceae*) in ecosystems of the European North // Там же. P. 143.

2004. К флоре водорослей заповедника «Кивач» (Карелия, Россия) // Новости систематики низших растений. СПб. Т. 37. С. 48—52.

Микрастериас магабулешваренский // Красная Книга природы Санкт-Петербурга. СПб.: Профессионал. С. 352.

Пресноводные зеленые водоросли из группы конъюгат (*Chlorophyta*, *Zygnematophyceae*) в экосистемах особо охраняемых природных территорий северо-запада России // Природное наследие России (изучение, мониторинг, охрана). Тольятти. С. 44.

2005. К альгофлоре пресноводных водоемов заказника «Березовые острова» (Ленинградская область, Выборгский район, Россия) // Новости систематики низших растений. СПб. Т. 38. С. 58—61.

Пресноводные зеленые водоросли (*Chlorophyta*, *Zygnematophyceae*) в экосистемах особо охраняемых природных территорий северо-запада России // Там же. Т. 39. С. 44—51.

2006. Новый вид *Closterium* (*Streptophyta*, *Closteriaceae*) с полуострова Ямал (Россия) // Бот. журн. Т. 91. № 11. С. 1705—1707.

Конспект флоры конъюгат (*Streptophyta*, *Zygnematophyceae*) севера России // Новости систематики низших растений. СПб. Т. 40. С. 49—82.

Пресноводные зеленые водоросли из группы конъюгат (*Streptophyta*, *Zygnematophyceae*) севера России // Альгологические исследования: современное состояние и перспективы на будущее. Всерос. научн.-практ. конф. (16—18 ноября 2006 г.). Уфа. С. 72—75.

2007. Водоросли болотных экосистем северо-запада России // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Матер. III Междунар. научн. конф. (17—22 сентября 2007 г.). Минск, Нарочь: БГУ. С. 156—157.

К флоре пресноводных зеленых водорослей (*Streptophyta*, *Zygnematophyceae*) особо охраняемых природных территорий Ленинградской области (заказники — Котельский и болото Ламмин-Суо) // Новости систематики низших растений. СПб. Т. 41 (в печати).

К флоре пресноводных зеленых водорослей (*Streptophyta*, *Zygnematophyceae*) особо охраняемых природных территорий Псковской области — Себежский национальный парк // Там же. Т. 42 (в печати).

Раздел Пресноводные водоросли // Природная среда и биологическое разнообразие архипелага «Березовые острова» (Финский залив). СПб.: БИН РАН. С. 233—235.

РЕДАКТИРОВАНИЕ

2000. Раздел Водоросли // Красная Книга Ленинградской области. Т. 2. Гл. 4. СПб.: Мир и Семья. С. 343—357. (Совместно с К. Л. Виноградовой).

2004. Раздел Водоросли // Красная Книга природы Санкт-Петербурга. СПб.: Профессионал. С. 359—436. (Совместно с К. Л. Виноградовой).

УДК 581.3/.8 : 061.75 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 7

© А. С. Беэр,[1] А. Н. Луферов,[2] С. Е. Петрова,[1] Н. В. Чубатова[1]

РИММА ПАВЛОВНА БАРЫКИНА
(к 80-летию со дня рождения)

A. S. BEER, A. N. LUFEROV, S. E. PETROVA, N. V. CHUBATOVA. RIMMA PAVLOVNA BARYKINA (ON THE OCCASION OF HER 80th BIRTHDAY)

[1] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Воробьевы горы, биологический факультет, кафедра высших растений
Факс 8 (495) 939-18-27
E-mail: petrovasveta@list.ru
[2] Московская медицинская академия им. И. М. Сеченова, каф. ботаники
105043 Москва, ул. 4-я Парковая, 31/8
Поступила 22.01.2008

В ноябре 2008 г. отмечается юбилей Риммы Павловны Барыкиной, ведущего отечественного морфолога и анатома растений, доктора биологических наук, профессора кафедры высших растений биологического факультета МГУ.

Римма Павловна родилась 2 ноября 1928 г. в г. Коврове Владимирской обл. Интерес к естествознанию, а особенно к ботанике, и тяга к учебе проявились у нее уже в школьные годы (1936—1946), которые пришлись на нелегкое военное время. Наряду с учебой Р. П. вместе со сверстниками помогала фронтовикам, участвовала в сельхозработах и в концертах художественной самодеятельности для раненых бойцов. В знак памяти о самоотверженном труде работников тыла Р. П. была награждена в 1994 г. медалью — «За доблестный труд в годы Великой Отечественной войны 1941—1945 гг.», а в 1995 г. — юбилейной медалью «50 лет Победы в Великой Отечественной войне 1941—1945 гг.».

После окончания войны, в 1946 г., Р. П. поступила на биолого-почвенный факультет Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (МГУ), а на 2-м курсе выбрала для специализации кафедру высших растений, которая стала для нее поистине вторым домом. На кафедре она проделала путь от студентки, аспирантки (1951—1954 гг.), затем ассистента и доцента (с 1964 г.) до профессора кафедры (с 2001 г.), стала опытнейшим преподавателем и авторитетным ученым.

Поле деятельности Р. П. необыкновенно широко и охватывает научную, педагогическую и общественную сферы: она действительный член МОИП и Русского ботанического общества, член специализированного Ученого совета по защите докторских диссертаций, незаменимый лектор и научный руководитель. Долгое время Р. П. была ответственной за организацию конкурсов студенческих науч-

ных работ и членом ГЭК. На протяжении ряда лет вела активную общественную работу в должности заместителя председателя Красного Креста биологического факультета.

Р. П. является широко известным специалистом в области фундаментальной и прикладной морфологии, анатомии, экологии, онтогенеза и филогении цветковых растений. На формирование научных взглядов Р. П. большое влияние оказали, в первую очередь, ее научный руководитель, заведующий кафедрой высших растений (с 1938 по 1963 г.) К. И. Мейер, а также сотрудники Л. В. Кудряшов, Н. Н. Каден, М. Н. Прозина, О. Н. Чистякова, И. А. Борзова. Продолжив традиции основоположников ботаники на факультете — Н. Н. Кауфмана, И. Н. Горожанкина и К. И. Мейера — она нашла свое научное направление, создала широко известную школу морфологов, особенностью которой стало проведение подробных исследований преобразований не только макро-, но и микроструктуры вегетативных органов в процессе онтогенеза растения. Это придает ее исследованиям полноту, которой так часто лишены работы других морфологов, разрабатывающих сходную проблематику.

Большое внимание Р. П. уделяет изучению разнообразия жизненных форм в пределах конкретных таксонов цветковых растений, их адаптации к экологическим особенностям разнообразных местообитаний. На протяжении многих лет основной модельной группой таких исследований было семейство лютиковых. В результате более чем 25-летней скрупулезной работы, плодом которой стала докторская диссертация, защищенная в 1995 г., Р. П. выявила большое биоморфологическое разнообразие лютиковых, разработала целостную схему и установила ключевые закономерности их соматической эволюции, показала, что морфологическая близость семейства к анцестральным формам цветковых растений не дает основания считать его примитивным. Существенный вклад Р. П. внесла также в познание структурной организации и особенностей онтоморфогенеза представителей таких примитивных семейств, как пионовые, барбарисовые и высоко продвинутых — бобовые, бурачниковые, зонтичные.

Важные результаты для решения проблемы метамерной организации тела растений и метаморфозов получены Р. П. при исследовании (совместно с М. А. Гуленковой) морфогенеза филлокладиев аспарагуса и семеле и всестороннем анализе явления деметамеризации.

Многие исследования Р. П. носят ярко выраженный прикладной характер. Так, большую практическую ценность имеют исследования регенерационной способности и вегетативного размножения древесных растений, проведенные ею еще в 1950-х годах на материале Лесомелиоративного опорного пункта ВНИАЛМИ под Камышиным. Результаты этой работы нашли отражение в кандидатской диссертации, выполненной под руководством профессора К. И. Мейера и успешно защищенной в 1954 г. Рекомендации по использованию корнеотпрысковых растений для предотвращения эрозии почв, предложенные диссертантом, были одобрены и приняты в производство Камышинским лесомелиоративным пунктом.

Несомненный интерес вызывают работы по изучению повреждений деревьев стволовыми вредителями, в которых в 1971—1975 гг. впервые были описаны механизмы ответных реакций разных пород на повреждения.

Оригинальные результаты получены Р. П. совместно с О. А. Чуриковой в процессе исследования регенерационной способности растений и изучения морфогенетических процессов в культуре тканей, начатые в 1991 г. и продолжающиеся в настоящее время. Эти работы, особенно касающиеся возникновения гидроцитной системы в каллусной массе, привлекают пристальное внимание как отечественных ученых, так и специалистов за рубежом.

Особе место занимают исследования онтогенеза, морфологии и анатомии лекарственных растений в фармакологических целях. Так, ею совместно с В. П. Богдановой разработана рекомендация по использованию надземной и подземной массы подофилла в качестве источника лекарственного сырья, в соавторстве с А. Н. Луферовым, А. А. Акоповым и Д. А. Муравьевой составлена инструкция по сбору и сушке травы василисника малого, утвержденная Межведомственной комиссией при ВИЛР.

Педагогическая деятельность — неотъемлемая часть повседневной работы Р. П. На протяжении многих лет она читала общие курсы «Анатомия растений» и «Общая ботаника», специальные оригинальные курсы «Эволюционная морфология», «Экологическая анатомия», вела летнюю практику у студентов в Чашниково и на Звенигородской биологической станции и до сих пор продолжает вести практические занятия у студентов 1—2-го курсов.

В настоящее время для студентов кафедры высших растений Р. П. читает Морфологию вегетативных органов высших растений, Аутэкологию растений, не имеющий аналогов курс Биоморфологии (учение о жизненных формах), ведет раздел большого практикума по экологической анатомии растений. Все разработанные Р. П. спецкурсы неизменно привлекают внимание и получают высокую оценку слушателей ФПК — преподавателей московских и региональных университетов.

Профессор Р. П. Барыкина ведет активную работу по воспитанию и подготовке отличных специалистов и научных кадров: ею выпущено 10 кандидатов наук, она является научным консультантом 2 докторантов, под ее руководством защищено более 60 курсовых и дипломных работ, она неоднократно осуществляла научное руководство стажировкой иногородних и иностранных специалистов. Ученики Р. П. работают в разных регионах России и странах СНГ, но они не забывают своего любимого учителя, поддерживая с ней тесную научную и дружескую связь. Ее доброжелательность, умение видеть выход из любой сложной ситуации, деятельный оптимизм и обаяние не раз помогали многим из них решить серьезные научные проблемы и пережить личные неудачи.

Много времени Р. П. уделяет подготовке и модернизации методических пособий. Она является организатором создания и одним из основных авторов «Справочника по ботанической микротехнике» (2000, 2004 г.) — наиболее востребованного современного руководства по лабораторным методам изучения ботанических объектов, многократно переиздаваемого «Практикума по анатомии растений» (1963, 1971, 1979), а также автором (в соавторстве с Н. В. Чубатовой) вышедшего в 2006 г. «Практикума по экологической анатомии растений», иллюстрированного прекрасными оригинальными рисунками.

Р. П. Барыкина с 2000 г. является постоянным автором статей для научного сборника «Онтогенетический атлас лекарственных растений». Материалы по онтоморфогенезу, экологии, фитоценологии и хозяйственному использованию представителей семейства лютиковых, подготавливаемые Р. П., регулярно, уже на протяжении многих лет, публикуют в многотомном издании «Биологическая флора Московской области». Всего же ею опубликовано 180 научных работ.

Творческий потенциал Р. П. по-прежнему неугасим, ее энергия и оптимизм заразительны и способны вдохновлять коллег, учеников, студентов на творчество. Умение заинтересовать своими исследованиями неизменно привлекает к ней все новые поколения студентов и аспирантов.

Высокие достижения Р. П. Барыкиной в педагогической, научно-исследовательской и общественной деятельности получили широкое общественное признание: за успехи в сфере высшего образования в 1982 г. Р. П. была награждена нагрудным знаком «За отличные успехи в работе», в 1984 г. — медалью «Ветеран труда», в 1989 г. — Почетной грамотой Гособразования СССР «За многолетнюю плодотворную научно-педагогическую деятельность по подготовке высококвалифицированных специалистов», а в 2003 г. ей присвоено звание «Заслуженный работник высшей школы РФ». Но дороже всех наград стоит то уважение, благодарность и любовь, которые испытывают к Римме Павловне ее многочисленные ученики, коллеги, друзья.

Поздравляем нашу дорогую Римму Павловну с прекрасным юбилеем! Низкий Вам поклон, сердечная благодарность, долгих лет жизни и творчества!

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ Р. П. БАРЫКИНОЙ

1956. Мнимо-корневые отпрыски ирги // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 6. С. 87—91.

Образование корневых отпрысков у некоторых деревьев и кустарников, используемых в степном лесоразведении для скрепления почвы. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 16 с.

1957. Образование придаточных почек на корнях яблони // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 4. С. 53—62.

1958. Особенности образования корневых отпрысков у белой акации (*Robinia pseudoacacia* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 63. Вып. 4. С. 57—71.

1960. Анатомия сросшихся корней двух видов кедра // Сб. работ Никитского бот. сада. Ялта. Т. 32. С. 83—99. (Совместно с Л. И. Лотовой, Г. Д. Ярославцевым).

1962. К вопросу о вегетативном размножении амурского бархата // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 1. С. 46—58. (Совместно с Л. И. Лотовой).

1963. Практикум по анатомии растений. М.: Росвузиздат. 184 с. (Совместно с Л. Н. Костриковой, И. П. Кочемаровой, Л. И. Лотовой и др.).

Строение и формирование стлаников у *Pinus mughus* Scop. и *Juniperus sibirica* Burgsd. в Восточных Карпатах // Бот. журн. Т. 48. № 7. С. 949—964. (Совместно с Л. В. Кудряшовым, А. Н. Класовой).

1964. Формирование куста у малины и ежевики в связи с их вегетативным размножением // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 69. Вып. 2. С. 96—100.

1966. Анатомо-морфологическое исследование сеянцев и корневых отпрысков плоскосемянника // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 5. С. 60—67. (Совместно с Л. И. Лотовой).

1967. Анатомический анализ вегетативных органов степного миндаля (*Amygdalus nana* L.) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 3. С. 42—56.

К морфологии вегетативного размножения степного миндаля (*Amygdalus nana* L.) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 1. С. 64—72.

1968. К вопросу о подснежном развитии озимой пшеницы // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 2. С. 77—82. (Совместно с А. В. Яшиной).

1970. Морфогенез *Caragana frutex* (L.) C. Koch. // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 1. С. 49—58. (Совместно с О. Н. Мазур).

1971. Анатомическое исследование *Caragana frutex* (L.) C. Koch. // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 6. С. 42—51.

Морфолого-анатомические исследования *Berberis vulgaris* f. *atropurpurea* Rgl. и *B. thunbergii* DC. в связи с вопросом преобразования жизненных форм в семействе *Berberidaceae* // Морфология цветковых растений. М.: Наука. Т. 56. № 7. С. 95—126.

Особенности первых этапов онтогенеза *Podophyllum emodi* Wall. и *P. peltatum* L. // Бот. журн. Т. 56. № 7. С. 921—931.

Практикум по анатомии растений. Изд. 2-е. М.: Изд-во Моск. ун-та. 192 с. (Совместно с Л. Н. Костриковой, И. П. Кочемаровой, Л. И. Лотовой и др.).

1972. О сходстве с однодольными в строении вегетативных органов *Podophyllum emodi* Wall. и *P. peltatum* L. // Бот. журн. Т. 57. № 5. С. 530—540.

1973. Анатомическое исследование гипоарктических кустарников *Betula exilis* Sukacz. и *B. nana* L. // Бот. журн. Т. 58. № 3. С. 421—428. (Совместно с Л. В. Кудряшовым).

Корневой чехлик. Корневые волоски // БСЭ. 3-е изд. М.: Советская энциклопедия. Т. 13. С. 186—187.

Морфолого-анатомическое исследование *Ranunculus repens* L. и *R. reptans* L. в процессе их индивидуального развития // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 6. С. 28—39. (Совместно с В. И. Пустовойтовой).

О повреждениях, вызванных насекомыми у некоторых древесных пород // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 4. С. 44—50. (Совместно с О. В. Вальцовой, О. Н. Чистяковой).

О размножении *Podophyllum peltatum* L. и *P. emodi* Wall. корневыми черенками // Бот. журн. Т. 58. № 4. С. 576—580. (Совместно с В. П. Богдановой).

Формирование стланиковой формы куста у гипоарктических кустарников *Betula exilis* Sukacz. и *B. nana* L. // Бот. журн. Т. 58. № 1. С. 53—64. (Совместно с Л. В. Кудряшовым, Л. Н. Пугачевым).

1974. Луб. Межклетники // БСЭ. 3-е изд. М.: Советская энциклопедия. Т. 15. С. 41; 624.

Морфолого-анатомическое исследование татарского клена, пораженного зеленой узкотелой златкой // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 1. С. 50—54. (Совместно с О. В. Вальцовой).

Морфолого-анатомическое исследование *Pulsatilla violacea* Rupr. и *P. aurea* (N. Busch) Juz. в онтогенезе // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 6. С. 31—45. (Совместно с Т. А. Гуланян).

Морфолого-анатомическое исследование *Hepatica nobilis* Garsault // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 2. С. 94—108. (Совместно с Т. А. Гуланян).

1975. Анатомическое строение подземных органов *Podophyllum peltatum* L. // Раст. ресурсы. Т. 2. Вып. 4. С. 531—538. (Совместно с В. П. Богдановой).

Реакция некоторых древесных пород на повреждаемость насекомыми // Проблемы сельскохозяйственной науки в Московском ун-те. М.: Изд. Моск. ун-та. С. 368—372. (Совместно с О. В. Вальцовой, О. Н. Чистяковой).

Трансформация жизненных форм в семействах *Ranunculaceae* и *Berberidaceae* // Тр. XII Междунар. бот. конгр. Л.: Наука. Т. 1. С. 243.

1976. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секции *Lycoctonum* DC. в онтогенезе // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 81. Вып. 1. С. 99—116. (Совместно с Т. А. Гуланян, Н. В. Чубатовой).

Онтоморфогенез некоторых кустарниковых представителей рода *Paeonia* L. 1. *P. suffruticosa* Andr. // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 6. С. 45—55. (Совместно с Т. А. Гуланян).

Онтоморфогенез некоторых травянистых представителей рода *Paeonia* L. 1. *P. tenuifolia* L. // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 2. С. 32—39. (Совместно с Т. А. Гуланян, Т. В. Клычковой).

Онтоморфогенез некоторых травянистых представителей рода *Paeonia* L. 2. *P. lactiflora* Pall. и *P. obovata* Maxim. // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 3. С. 39—47. (Совместно с Т. А. Гуланян, Т. В. Клычковой).

1977. К вопросу о направлении эволюции жизненных форм в роде *Aconitum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 3. С. 114—119. (Совместно с Т. А. Гуланян, Н. В. Чубатовой).

Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секций *Aconitum* и *Anthora* DC. в онтогенезе // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 82. Вып. 1. С. 132—148. (Совместно с Т. А. Гуланян, Н. В. Чубатовой).

1978. Онтоморфогенез кустарниковых представителей рода *Paeonia* L. 2. *P. lutea* Franch. и *P. delavayi* Franch. // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. 1978. № 2. С. 64—76. (Совместно с Т. А. Гуланян).

Программа спецкурса «Морфология вегетативных органов»: (Аннотация) // Московский университет 1977—1978. Учебный процесс: Каталог-справочник. Естественные факультеты. 5. Биологический факультет. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 386—387.

Программа спецкурса «Эволюционная морфология покрытосеменных»: (Аннотация) // Московский университет 1977—1978. Учебный процесс: Каталог-спра-

вочник. Естественные факультеты. 5. Биологический факультет. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 389.

1979. Аннотация программы спецкурса «Морфология вегетативных органов» // Московский университет 1979—1980. Учебный процесс: Каталог-справочник. Естественные факультеты. 5. Биологический факультет. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 374.

Жизненные формы пионов и возможные пути их структурной эволюции // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. № 2. С. 14—26.

Практикум по анатомии растений. Изд. 3-е. М.: Высшая школа. 224 с. (Совместно с Л. Н. Костриковой, И. П. Кочемаровой, Л. И. Лотовой и др.).

1980. Онтоморфогенез и особенности анатомической структуры *Diphylleia grayi* Fr. Schmidt. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 85. Вып. 1. С. 103—111.

Онтоморфогенез и особенности анатомической структуры *Caulophyllum robustum* Maxim. // Биол. науки. № 1. С. 75—83.

О некоторых чертах строения листьев вечнозеленых представителей семейства *Berberidaceae* Juss. // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. № 1. С. 25—37. (Совместно с Н. В. Чубатовой).

1981. О типах прорастания и первых этапах онтогенеза в роде *Clematis* L. // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука. Т. 56. С. 111—140. (Совместно с Н. В. Чубатовой).

Сравнительная фармакогностическая характеристика надземных вегетативных органов подофилла щитовидного и подофилла гималайского // Раст. ресурсы. Т. 17. Вып. 2. С. 203—213. (Совместно с В. П. Богдановой).

1982. Онтоморфогенез и сравнительная анатомия видов секции *Tripterium* DC. рода *Thalictrum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 2. С. 91—102. (Совместно с А. Н. Луферовым).

1983. Морфолого-анатомическое изучение княжика и его систематическое положение // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 88. Вып. 6. С. 62—73. (Совместно с Н. В. Чубатовой).

Онтоморфогенез некоторых видов чубушника // Биол. науки. № 9. С. 71—76. (Совместно с Н. Н. Капрановой).

Элементарный метамер побега цветкового растения // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 88. Вып. 4. С. 114—124. (Совместно с М. А. Гуленковой).

1985. Барыкина Р. П., Гуленкова М. А. Онтогенетическая анатомия, ее значение для систематики и филогении // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 90. Вып. 6. С. 82—92.

Морфология и анатомия цветка *Nandina domestica* Thunb. (*Berberidaceae*) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. № 3. С. 62—68. (Совместно с Н. В. Чубатовой).

Особенности структуры и развития водных лютиков // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 93. Вып. 2. С. 134—144.

Онтоморфогенез, анатомия и природа листовидных органов *Asparagus sprengeri* // Бот. журн. Т. 70. № 3. С. 322—331. (Совместно с М. А. Гуленковой).

1986. Адаптивные изменения макро- и микроструктуры с переходом к водному образу жизни у представителей рода *Ranunculus* L. // Источники информации в филогенетической систематике растений. М.: Наука. С. 4—6.

Морфогенез побегов некоторых лесных эфемероидов рода *Anemone* L. // Биол. науки. № 7. С. 86—92. (Совместно с Н. Ф. Потаповой, Б. П. Степановым).

О природе ассимилирующих органов у иглицевых // Источники информации в филогенетической систематике растений. М.: Наука. С. 6—7. (Совместно с М. А. Гуленковой).

Онтоморфогенез и анатомия *Nandina domestica* Thunb. // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. № 1. С. 3—6. (Совместно с Н. В. Чубатовой).

Сравнительный биолого-морфологический анализ *Ranunculus illyricus* и *R. pedatus* // Биол. науки. № 5. С. 67—71. (Совместно с Е. Ф. Черняковской).

1988. Инструкция по сбору и сушке травы василистника малого // Инструкции, аннотации и другие материалы по применению медицинских средств. Вып. 3—4 за 1988 г. М.: Всесоюз. информ. бюро. С. 19—23. (Совместно с А. Н. Луферовым, А. А. Акоповым, Д. А. Муравьевой).

Онтогенетические преобразования морфолого-анатомической структуры вегетативных органов у василисника изопироидного // Вопросы онтогенеза растений: Межвуз. сб. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ. С. 65—75. (Совместно с А. Н. Луферовым).

1989. Сравнительное биолого-морфологическое исследование летнезеленых и вечнозеленых видов морозника // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. Вып. 6. С. 20—31. (Совместно с О. А. Чуриковой).

1990. Воронец колосистый. Ломонос прямой // Биологическая флора Московской области. Вып. 8. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 143—153; 230—237. (Совместно с Г. В. Мусиной, Н. В. Чубатовой).

Метаморфоз и его значение в жизни растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 95. Вып. 5. С. 103—111. (Совместно с М. А. Гуленковой).

1991. Анатомо-морфологический анализ экологических форм *Ranunculus gmelinii* DC. в ходе онтоморфогенеза // Биол. науки. № 1. С. 115—124. (Совместно с Е. В. Байковой).

Структурная адаптация подушковидных растений к условиям высокогорья на примере *Paraquilegia qrandiflora* (*Ranunculaceae*) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. № 1. С. 47—54. (Совместно с Г. О. Алгадаевой, Н. В. Чубатовой).

1992. Биолого-морфологические особенности и стратегии структурной адаптации однолетников семейства лютиковых // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. Вып. 1. С. 68—80.

1993. Мышехвостник маленький // Биологическая флора Московской области. Вып. 9. М.: Изд-во Моск. ун-та. Ч. 1. С. 65—70. (Совместно с Г. В. Мусиной, Н. В. Чубатовой).

Род василисник // Биологическая флора Московской области. Вып. 9. М.: Изд-во Моск. ун-та. Ч. 1. С. 65—70. (Совместно с Г. В. Мусиной, Н. В. Чубатовой).

1994. Биоморфологический анализ видов рода *Anemone* L. Флоры бывшего СССР в ходе онтогенеза // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 99. Вып. 5. С. 124—137. (Совместно с Н. Ф. Потаповой).

1995. Борец северный // Биологическая флора Московской области. Вып. 11. М.: Аргус. С. 164—165. (Совместно с Н. В. Чубатовой).

Морфолого-экологические закономерности соматической эволюции в семействе лютиковых (*Ranunculaceae* Juss.): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 46 с.

Поливариантность способов естественного вегетативного размножения и расселения в семействе *Ranunculaceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 100. Вып. 1. С. 53—64.

Чистяк весенний // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. М.: Аргус. С. 75—82.

1996. Живокость полевая // Биологическая флора Московской области. Вып. 12. М.: Аргус. С. 60—70. (Совместно с Н. В. Чубатовой).

1997. Купальница европейская // Биологическая флора Московской области. Вып. 13. М.: Полиэкс. С. 97—103. (Совместно с Н. В. Чубатовой).

1998. Биолого-морфологические особенности *Coptis trifoliata* // Бюл. Гл. Бот. сада РАН. Вып. 176. С. 103—114. (Совместно с А. Н. Луферовым).

1999. О некоторых модусах преобразования онто-, органо- и гистогенеза в соматической эволюции семейства *Ranunculaceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 104. Вып. 1. С. 49—53.

Полиморфизм корней и корневых систем в семействе *Ranunculaceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 104. Вып. 3. С. 26—31.

2000. Калужница болотная // Биологическая флора Московской области. Вып. 14. М.: Изд-во Гриф и К°. С. 87—100. (Совместно с Н. В. Чубатовой).

Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство. М.: Изд. каф. высших растений МГУ. 127 с. (Совместно с Т. Д. Веселовой, А. Г. Девятовым, Х. Х. Джалиловой и др.).

Онтогенез коптиса трехлистного (*Coptis trifoliata* (L.) Salisb.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений: Учеб. пособие. Йошкар-Ола: Изд. МарГу. Т. 2. С. 206—209. (Совместно с А. Н. Луферовым).

Онтогенез борца северного (*Aconitum septentrionale* Koelle.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений: Учеб. пособие. Йошкар-Ола: Изд. МарГу. Т. 2. С. 186—189. (Совместно с А. Н. Луферовым, Н. В. Чубатовой).

Партикуляция // Эмбриология цветковых растений. Терминологии и концепции. Т. 3: Системы репродукции. СПб.: Мир и семья. С. 306—310.

Поливариантность способов естественного вегетативного размножения и расселения на примере лютиковых // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепция. Т. 3: Системы репродукции. СПб.: Мир и семья. С. 442—446.

Сарментация // Эмбриология цветковых растений. Терминологии и концепции. Т. 3: Системы репродукции. СПб.: Мир и семья. С. 302—306.

Особенности морфогенеза in vitro некоторых видов *Scilla* L. // Вест. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. № 1. С. 20—23. (Совместно с О. А. Чуриковой).

2001. On the reduction of terminal bud in seedlings of some papilionoid legumes // Feddes Repert. Bd 112. H. 7—8. 2001. S. 459—467. (With T. A. Tsutsupa, T. E. Kramina, D. D. Sokoloff).

2002. Жизненные формы некоторых малолетников семейства *Boraginaceae* Juss. и возможные пути их структурной эволюции // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 107. Вып. 3. С. 57—63. (Совместно с В. Ю. Аленкиным).

Онтогенез лютика ядовитого (*Ranunculus sceleratus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений: Учеб. пособие. Йошкар-Ола: Изд. МарГу. Т. 3. С. 74—78. (Совместно с Н. В. Чубатовой).

Онтогенез ломоноса прямого (*Clematis recta* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений: Учеб. пособие. Йошкар-Ола: МарГу. Т. 3. С. 154—158. (Совместно с Н. В. Чубатовой).

2003. Лютик кашубский // Биологическая флора Московской области. Вып. 15. М.: Гриф и К°. С. 78—97. (Совместно с Н. В. Чубатовой).

2004. Мейеровская школа морфологии в Московском университете // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 109. Вып. 6. С. 17—25.

Развитие, структура и функции гидроцитной системы у растений // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. № 2. С. 23—31. (Совместно с О. А. Чуриковой).

Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та. 312 с. (Совместно с Т. Д. Веселовой, А. Г. Девятовым, Х. Х. Джалиловой и др.).

2005. Большой практикум по ботанике: Экологическая анатомия цветковых растений. Учеб.-метод. пособие. М.: Т-во научн. изд. КМК. 77 с. (Совместно с Н. В. Чубатовой).

Морфолого-экологические закономерности соматической эволюции в семействе лютиковых (*Ranunculaceae* Juss.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 110. Вып. 3. С. 44—67.

Сравнительный биоморфологический анализ двух видов рода *Sium* L. (*Apiaceae*) // Бот. журн. Т. 90. № 12. С. 1836—1847. (Совместно с С. Е. Петровой).

The hydrocyte system in seed plants // Wulfenia. 2005. Bd 12. P. 63—71. (With O. A. Churikova).

2006. A comparative morphological and anatomical study of the model legume *Lotus japonicus* and related species // Wulfenia. Bd 13. P. 33—56. (With T. E. Kramina).

ХРОНИКА

УДК 06.053 : 58

© А. М. Крышень,[1] В. И. Василевич[2]

ШКОЛА-КОНФЕРЕНЦИЯ «АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ГЕОБОТАНИКИ» (ПЕТРОЗАВОДСК, 23—29 СЕНТЯБРЯ 2007 г.)

A. M. KRYSHEN, V. I. VASILEVICH. THE SCHOOL-CONFERENCE «ACTUAL PROBLEMS OF GEOBOTANY» (PETROZADODSK, 23—29 SEPTEMBER 2007)

[1] Институт леса Карельского НЦ РАН
185610 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 19.10.2007

С 23 по 29 сентября 2007 г. в г. Петрозаводске проходила школа-конференция «Актуальные проблемы геоботаники», посвященные памяти известного геоботаника Валентина Даниловича Лопатина, организовавшего проведение I Всесоюзной геоботанической школы в 1989 г. В 2001 г. в Петрозаводске была проведена II Всероссийская геоботаническая школа-конференция, организованная Петрозаводским и Санкт-Петербургским государственными университетами и Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова (БИН РАН). Опыт проведения геоботанических школ-конференций в Петрозаводске был признан удачным и в 2007 г. Карельским научным центром РАН (Институтом биологии и Институтом леса) и Петрозаводским государственным университетом при участии Русского ботанического общества (РБО) и Отделения биологических наук РАН была организована III школа-конференция, собравшая более 180 участников со всей территории России (от Владивостока до Калининграда), а также из Белоруссии, Украины и Таджикистана. В конференции приняли участие 27 докторов наук, 56 кандидатов наук, а также более 100 соискателей, аспирантов, магистрантов и студентов. Научный комитет школы-конференции возглавил чл.-корр. РАН **Л. П. Рысин.**

На торжественном открытии школы-конференции с приветствиями выступили заместитель академика-секретаря Отделения биологических наук РАН чл.-корр. РАН **Л. П. Рысин**, президент Русского ботанического общества чл.-корр. РАН **Р. В. Камелин**, декан эколого-биологического факультета Петрозаводского государственного университета чл.-корр. РАН **Э. В. Ивантер**, директор Института биологии КарНЦ РАН чл.-корр. РАН **Н. Н. Немова**, директор Института леса КарНЦ РАН д. б. н. **В. И. Крутов**, зам. председателя КарНЦ РАН д. б. н. **А. М. Крышень** и зав. кафедрой ботаники и физиологии растений ПетрГУ проф. **Е. Ф. Марковская**.

Программа школы-конференции была очень насыщенной и сочетала в себе лекции и доклады ведущих ученых с выступлениями аспирантов и студентов. Возможность выступить с устным докладом была предоставлена всем желающим. Всего на конференции на 6 пленарных и 4 секционных заседаниях было заслушано 80 докладов, также был представлен 31 стендовый доклад.

Открыли школу-конференцию доклады карельских ученых, посвященные В. Д. Лопатину (**В. Ф. Юдина**) и истории геоботанических исследований в Карелии (**Е. Ф. Марковская**). Они осветили серьезные геоботанические традиции и достижения карельских ученых. Собственно научную часть школы-конференции начал лекцией **Р. В. Камелин** «Геоботаника и фитогеография: сфера взаимодействия и проблемы развития», в которой он представил свой взгляд на место геоботаники в системе близких ей научных дисциплин и сформулировал некоторые актуальные для геоботаники проблемы. **Т. К. Юрковская** в лекции «Геоботаническое картографирование и составление аналитических карт растительности» рассказала о методах и успехах средне- и мелкомасштабного картографирования растительности. Лекция **Г. А. Елиной** и **Л. В. Филимоновой** «Палеорастительность позднеледниковья—голоцена Восточной Фенноскандии и проблемы картографирования» была посвящена методам и результатам исследований палеорастительности. Авторы продемонстрировали карты, отражающие изменения положения зон и подзон растительности в разные периоды голоцена. В лекции **Н. В. Матвеевой** «Гетерогенность растительного покрова в Арктике и подходы к ее типизации» был вновь поставлен вопрос, что такое фитоценоз. **В. С. Ипатов** представил слушателям детальную классификацию взаимоотношений растений и подробно остановился на конкуренции как одной из форм этих взаимоотношений. Тема была продолжена **А. М. Крышенем** в лекции «К вопросу о механизмах устойчивости и развития растительных сообществ», где он на примере различных по динамике сообществ и применения различных методов раскрыл значение ценотического фактора в развитии растительного сообщества. **Н. Г. Уланова** представила лекцию «Механизмы сукцессий растительности сплошных вырубок в ельниках южной тайги», где на большом фактическом материале продемонстрировала процессы восстановления естественной растительности под влиянием различных природных и антропогенных факторов. Большой интерес у аудитории вызвала лекция **О. В. Смирновой** и **Н. А. Тороповой** «Популяционная концепция в фитоценологии и проблема сукцессий и климакса», в которой они изложили взгляд на некоторые ключевые проблемы фитоценологии с точки зрения популяционного подхода. **А. Ю. Королюк** в продолжение темы уделил большое внимание методическим аспектам, показав возможности использования экологических шкал в геоботанических исследованиях.

Методический аспект так или иначе присутствовал во всех лекциях, что неудивительно, учитывая обучающее направление школы-конференции. Для понимания процессов, происходящих в растительных сообществах, бесценными являются долговременные наблюдения на постоянных опытных участках. В лекции **Л. П. Рысина** обсуждалась важность для геоботаники исследований на постоянных пробных площадях и представлены основные этапы становления сети стационаров Института лесоведения РАН. Тему продолжила лекция **А. А. Маслова** «Механизмы динамики лесного сообщества в фазе климакса на примере олиготрофного сосняка пушицево-сфагнового», в которой он рассказал о своем интересном исследовании смены сосняка на верховом болоте березняком, вызванной ослаблением сосен при погружении корневой шейки в торф и вспышкой численности соснового лубоеда.

Одним из наиболее остро дискутируемых вопросов в фитоценологии является классификация растительности. Обзор современного состояния классификации сообществ и основные проблемы были представлены в лекции **В. И. Василевича**.

О. Л. Кузнецов обсудил основные методы классификации растительности болот и представил оригинальную эколого-топологическую классификацию болот Карелии. В лекции **В. Ю. Нешатаева** «Динамический подход в классификации лесной растительности» продемонстрированы преимущества динамического метода классифицирования лесных фитоценозов. **А. Н. Громцев** лекцией «Динамика коренных таежных лесов в европейской части России при естественных нарушениях» продолжил обсуждение динамики растительных сообществ под влиянием естественных факторов (пожаров и ветровалов), представив богатейший материал, накопленный по этому вопросу исследовательскими коллективами Северо-Запада России. **В. Ю. Нешатаева** сообщила слушателям результаты многолетних исследований по восстановлению растительности после извержения вулканов на Камчатке. Не меньший интерес вызвали материалы **В. Т. Ярмишко** и **Т. В. Черненьковой**, посвященные мониторингу лесов, подверженных аэротехногенному загрязнению. Завершили тематику, посвященную структуре и динамике лесных сообществ, лекции **В. В. Горшкова** и **И. Ю. Баккал** «Изменение напочвенного покрова дренированных сосновых лесов Кольского полуострова с разной давностью пожара в период с 1991 по 2006 гг.» и **Н. И. Ставровой** «Структура популяций древесных растений на разных стадиях восстановительных сукцессий в лесах европейского Севера России».

Лекции задавали определенную структуру пленарных заседаний, но наибольшее количество вопросов и оживленную дискуссию вызывали доклады молодых ученых, представлявших результаты конкретных исследований. Особое внимание в лекциях и пленарных докладах уделялось методам исследований растительности, структуре, динамике и классификации растительных сообществ. Секционные заседания были посвящены результатам исследования различных типов фитоценозов, а также проблемам мониторинга и охраны растительности. Насыщенная программа 6 пленарных заседаний сужала возможности обсуждения докладов, которые переносились на семинарские заседания. Секционные заседания единодушно были признаны важнейшей частью школы-конференции, так как предоставляли возможность докладчикам раскрыться в аудитории, а слушателям, не стесненным временем, проявить активность в обсуждении результатов. На школе-конференции работали 4 секции: Лесоведение (руководители **Л. П. Рысин** и **А. Н. Громцев**), Луговые и степные растительные сообщества (рук. **Б. К. Ганнибал**), Болотные, тундровые и водные сообщества (рук. **О. Л. Кузнецов** и **Н. В. Матвеева**), Проблемы мониторинга и охраны растительных сообществ (рук. **Т. В. Черненькова** и **В. Т. Ярмишко**).

Конференция завершалась семинарами «Проблемы биоразнообразия и классификации растительных сообществ» (рук. **В. И. Василевич** и **Р. В. Камелин**), «Современные методы исследования растительного покрова» (рук. **А. А. Маслов**), «Структура и динамика растительных сообществ» (рук. **В. С. Ипатов**), «Популяционный подход к исследованию растительности» (рук. д. б. н. **О. В. Смирнова**). Семинары прошли в дискуссиях по наиболее острым проблемам фитоценологии. Наибольшее внимание привлек семинар, организованный **А. А. Масловым**, где он демонстрировал современное оборудование и методы исследования растительного покрова.

Последний день школы-конференции был посвящен полевым научным экскурсиям на болото (рук. **О. Л. Кузнецов**), в заповедник «Кивач» (рук. **С. А. Кутенков**), в Ботанический сад ПетрГУ (рук. **А. А. Прохоров** и **Е. А. Платонова**).

Тематика докладов и их обсуждение показали, что наибольшую актуальность имеют вопросы структуры и динамики растительных сообществ и разработка их классификации. В решении школы-конференции отмечена необходимость разработки общероссийской программы геоботанических исследований академических институтов и вузов на ближайшие 10 лет, а также подчеркнута важность развития стационарных исследований и необходимость сохранения и расширения сети постоянных опытных площадей.

Материалы конференции опубликованы в трех книгах общим объемом более 1000 страниц. Одна из книг, изданная тиражом 500 экз., включает в себя лекции и некоторые пленарные доклады и рекомендована школой-конференцией к использованию в качестве учебно-методического пособия в вузах страны.

Участники единодушно приняли решение о периодическом проведении геоботанических школ-конференций на базе Карельского научного центра РАН и Петрозаводского государственного университета.

РЕШЕНИЕ III ВСЕРОССИЙСКОЙ ШКОЛЫ-КОНФЕРЕНЦИИ «АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ГЕОБОТАНИКИ»

(ПЕТРОЗАВОДСК, 23—29 СЕНТЯБРЯ 2007 г.)

1. Предложить Ботаническому институту РАН разработать пилотный проект программы геоботанических исследований академических институтов и вузов на ближайшие 10 лет, выделив в его структуре проблемы, имеющие актуальность, и разместить его для обсуждения в Интернете.
2. Просить КарНЦ РАН создать Интернет сайт, посвященный фитоценологическим исследованиям, где разместить материалы школы-конференции.
3. Просить редколлегию Ботанического журнала опубликовать в одном из ближайших номеров хронику и решение III Всероссийской школы-конференции «Актуальные проблемы геоботаники».
4. Обратиться в Отделение биологических наук РАН с просьбой о придании журналу «Растительность России» академического статуса и утвердить состав редакционной коллегии и главного редактора.
5. Рекомендовать сборник лекций школы конференции «Актуальные проблемы геоботаники» в качестве учебно-методического пособия для геоботанических специальностей вузов страны.
6. Высоко оценить работу Петрозаводского государственного университета, Института биологии и Института леса Карельского научного центра РАН по подготовке и проведению III Всероссийской школы-конференции «Актуальные проблемы геоботаники», особо отметив работу д. б. н. Е. Ф. Марковской и д. б. н. А. М. Крышеня.
7. Отметить целесообразность периодического (с интервалом 3—5 лет) проведения геоботанических школ-конференций и просить Петрозаводский государственный университет и Карельский научный центр РАН взять на себя их организацию.

Материалы школы-конференции и фоторепортаж можно посмотреть на сайте geobotany@krc.karelia.ru, организованном по решению школы-конференции.

Организаторы школы благодарят Президиум и Отделение биологических наук РАН, РФФИ и Центр окружающей среды Финляндии за финансовую поддержку.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 7)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

Thypha incana Kapitonova et Dyukina **sp. nov.** 1132

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2008. VOL. 93. N 7)

Page

Tzvelev N. N. Evolution of the reproductive phytons (phytomers) of the higher plants, and the flower in the context of the phytonism concept 969

Maslova N. P., Gordenko N. V., Volkova L. D. Epidermal structure of leaves in *Platanus acerifolia* (*Platanaceae*) and the significance of cuticular analysis for identification of the Cretaceous platanoids 982

Lebedeva V. Ch., Tikhodeyeva M. Yu., Ipatov V. S. The effect of the tree layer on the soil cover in the bilberry aspen forest 996

COMMUNICATIONS

Sterlyagova I. N., Patova E. N. The algae of waterbodies in the Pechora River basin (Subpolar Ural) 1011

Smagin V. A. Alliance Caricion davallianae in the North-Western Russia 1029

Marynich O. V., Rachkovskaya E. I. The dynamics of vegetation restoration in fallows of dry steppes of the Naurzum district of Kostanay Region of Kazakhstan 1083

Zakaryan N. A. On alteration of flora and vegetation of Kotayk (Republic of Armenia) in 60 years 1101

Volkova S. A., Gorovoy P. G. The leaf epidermis in species of *Cnidium* and *Tilingia* genera (*Apiaceae*) 1104

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Perestenko L. P., Zakhodnova T. A. The genus *Desmarestia* (*Phaeophyta*, *Desmarestiaceae*) in the Far Eastern seas of Russia 1112

Mikheev A. D., Banketov S. A. Species of the genus *Epimedium* (*Berberidaceae*) in the Northern Eurasia 1127

Kapitonova O. A., Dyukina G. R. A new species of the genus *Typha* (*Typhaceae*) from Udmurtia 1132

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Andreyeva V. M., Vinogradova K. L., Voloshko L. N. Aliya Phatikhovna Luknitskaya (on the 70-years anniversary) 1135

Beer A. S., Luferov A. N., Petrova S. E., Chubatova N. V. Rimma Pavlovna Barykina (on the occasion of her 80th birthday) 1144

CHRONICLES

Kryshen A. M., Vasilevich V. I. The School-Conference «Actual problems of geobotany» (Petrozavodsk, 23—29 September 2007) 1154

Index of new plant names 1158

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2008. Т. 39. № 7)

Стр.

Цвелёв Н. Н. Эволюция репродуктивных фитонов высших растений и цветок с точки зрения концепции фитонизма 969
Маслова Н. П., Горденко Н. В., Волкова Л. Д. Особенности строения эпидермы листьев *Platanus acerifolia* (*Platanaceae*) и значение кутикулярного анализа для определения меловых листьев платанового облика 982
Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Влияние деревьев на напочвенный покров в осиннике черничном 996

СООБЩЕНИЯ

Стерлягова И. Н., Патова Е. Н. Водоросли водоемов бассейна реки Печора (Приполярный Урал) 1011
Смагин В. А. Союз Caricion davallianae на Северо-Западе Европейской России . . . 1029
Марынич О. В., Рачковская Е. И. Динамика восстановления растительности на залежах в сухих степях Наурзумского района Кустанайской области Казахстана 1083
Закарян Н. А. Об изменениях растительности Котайка (Республика Армения) за 60 лет 1101
Волкова С. А., Горовой П. Г. Эпидерма листа видов родов *Cnidium* и *Tilingia* (*Apiaceae*) 1104

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Перестенко Л. П., Заходнова Т. А. Род *Desmarestia* (*Phaeophyta*, *Desmarestiaceae*) в дальневосточных морях России 1112
Михеев А. Д., Банкетов С. А. Виды рода *Epimedium* (*Berberidaceae*) Северной Евразии 1127
Капитонова О. А., Дюкина Г. Р. Новый вид *Typha* (*Typhaceae*) из Удмуртии . . . 1132

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Андреева В. М., Виноградова К. Л., Волошко Л. Н. Алия Фатиховна Лукницкая (к 70-летию со дня рождения) 1135
Беэр А. С., Луферов А. Н., Петрова С. Е., Чубатова Н. В. Римма Павловна Барыкина (к 80-летию со дня рождения) 1144

ХРОНИКА

Крышень А. М., Василевич В. И. Школа-конференция «Актуальные проблемы геоботаники» (Петрозаводск, 23—29 сентября 2007 г.) 1154
Указатель новых названий растений 1158

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 7. 969—1160.